

Pécsi Tudományegyetem Természettudományi Kar

Sporttudományi és Testnevelési Intézet

A VÁZIZOM MŰKÖDÉSÉNEK NEUROMECHANIKAI ALAPJAI

Szerző

Dr. Váczai Márk

Lektor

Dr. Tihanyi József

Pécs, 2015

ISBN 978-963-642-816-7

TARTALOMJEGYZÉK

BEVEZETÉS	5
1. A VÁZIZOM TULAJDONSÁGAI	7
1.1. Akaratlagos kontrakció.....	8
1.2. Ingerelhetőség	8
1.3. Alak- és hosszváltoztatás.....	8
1.4. Elaszticitás.....	9
2. A VÁZIZOM ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE	10
2.1. Az izomrostok születése és kifejlődése	10
2.2. A neuromuszkuláris szinapszis kialakulása	11
2.3. Az izomrost típusok kialakulása	11
2.4. A vázizom szerkezete.....	12
2.4.1. A vázizom passzív része: a kötőszövet.....	12
2.4.2. A vázizom aktív része: az izomrost.....	14
2.4.3. Az izomrost funkcionális egysége: a szarkomer	19
2.4.4. A szarkomer szerkezeti fehérjéi	20
2.4.5. A „csúszófilamentum” mechanizmus.....	21
2.4.6. Kontraktilis és elasztikus izomrészek kölcsönhatása: a háromelemes modell	22
2.4.7. Az izom hossza és keresztmetszete	24
3. A VÁZIZOM MŰKÖDÉSÉNEK ÉLETTANA	31
3.1 Az ingerlés – kontrakció folyamata	31
3.1.1. Az ingerület érkezése a motoneuronon	31
3.1.2. Az ingerület áterjedése az izomrost membránjára.....	32
3.1.3. Az ingerület bejutása az izomrost belsejébe.....	32
3.1.4. A Ca ⁺ kiáramlása a szarkoplazmatikus retikulumból	32
3.1.5. Az aktomiozin kötés kialakulása	33
3.1.6. A kereszthíd ciklus	33
3.1.7. A Ca ⁺ visszaáramlása a szarkoplazmatikus retikulumba.....	35
3.2. Izomrángás, tetanusz, elektromechanikai késés	35
3.3. Kontrakció típusok.....	37
3.3.1. Kontrakció típusok az izom hosszváltozásának tekintetében.....	37

3.3.2. Kontrakció típusok az izom feszülése és rövidülési/nyúlási sebessége tekintetében	42
3.3.3. Kontrakció típusok összekapcsolása, kombinációi	44
3.3.4. Az excentrikus és koncentrikus kontrakció sajátosságai	47
4. AZ ERŐKIFEJTÉS MOLEKULÁRIS ÉS NEURÁLIS ASPEKTUSAI.....	51
4.1. Az izomrosttípusok	51
4.1.1. Tipizálás a rostok színe alapján: a történeti kiindulópont	51
4.1.2. Anyagcsere folyamatok szerinti rosttipizálás	51
4.1.3. Rosttipizálás miozin ATP-áz enzimaktivitás alapján (enzimhisztokémia).....	52
4.1.4. Rosttipizálás miozin nehéz- és könnyűlánc típus alapján (immunhisztokémia)	55
4.1.5. Funkcionális és morfológiai különbségek az egyes rosttípusok között.....	56
4.2. A motoros egység	58
4.2.1. A motoros egység típusai	59
4.2.2. A motoros egység, mint az erő kifejtés funkcionális egysége.....	60
4.2.3. A motoros egységek bekapcsolási mechanizmusa az erő kifejtés szabályozására	63
4.3. Az izom elektromos aktivitása	65
4.4. Az izom reflexmechanizmusai	68
4.4.1. Az izomorsó működése: a nyújtási reflex.....	68
4.4.2. Az ínorsó működése: a Golgi reflex	70
4.4.3. A nyújtási reflex szerepe a mozgásszabályozásban	72
4.4.4. Az izomorsó érzékenységének beállítása	73
5. AZ ERŐKIFEJTÉS MECHANIKAI ASPEKTUSAI	78
5.1. Az aktív hossz-feszülés kapcsolat az izomban	78
5.2. A passzív hossz-feszülés kapcsolat az izomban	80
5.3. A az aktív és passzív hossz-feszülés kapcsolat együttes megjelenése	81
5.4. Az ízületi szöghelyzet és az erő kifejtés kapcsolata	81
5.5. Az erő-sebesség kapcsolat az izomban	82
5.6. Az izomrost hosszának és rövidülési sebességének kapcsolata	85
5.7. Elasztikus energia tárolása az izomban	85
6. A VÁZIZOM ALKALMAZKODÓ-KÉPESSÉGE.....	91
6.1. Akut változások erőedzés hatására	91
6.1.1. Fáradás.....	91
6.1.2. Mikrosérülések és regeneráció	95
6.2. Krónikus változások erőedzés hatására	102
6.2.1. Az izomerő növekedése.....	102

6.2.2. Idegrendszeri (neurális) adaptáció.....	103
6.2.3. Szöveti adaptáció.....	103
6.3. Az öregedés hatása	106
7. AZ IZOMERŐ LABORATÓRIUMI MÉRÉSE	112
7.1. Mérés dinamométerrel.....	112
7.2. Mérés kontaktszőnyeggel és erőplatóval	114

BEVEZETÉS

Az emberek és az állatok számára a mozgás a túlélést jelenti. Az olyan alapvető mozgások, mint a járás, a futás, az emelés, a dobás, de akár a légzés, a látás, vagy az egy helyben állás, mind valamilyen szintű izomműködés eredményei. A mozgásképesség elvesztése csökkent, fiziológiától eltérő életvitelt, vagy magát az élet elvesztését jelenti. Ezért sok kutató azzal foglalkozik, hogy egyes örökletes izombetegségek, vagy akár a fizikai inaktivitás és az öregedés következtében kialakuló immobilitást késleltessék. Mások azonban az emberi teljesítmény maximalizálásában tevékenykednek. Ezeknek a kutatásoknak az eredményei lehetővé teszik, hogy a sportolók felkészülését úgy manipuláljuk, hogy azok minél kisebb energia befektetéssel és sérülési kockázattal minél nagyobb teljesítményt minél hosszabb ideig legyenek képesek produkálni.

Az utóbbi 20-30 évben a biomechanika, mint interdiszciplináris tudomány mélyrehatóan tárta fel a mozgások törvényszerűségeit. A biomechanika korábban a hagyományos fizikai törvényszerűségek keretein belül vizsgálta a mozgásokat, ma már azonban a mozgások mechanikai kimenetét szöveti, sejt és molekuláris szinten is magyarázzák. Mivel az emberi szervezet nem hasonlítható egy szilárd, fiktív newtoni testhez, ezért a biomechanika az élettan, az anatómia, a biokémia, a fizika, a mechanika és még sok más tudomány integrálásából jött létre. E tankönyv a biomechanikának azzal az ágával foglalkozik, mely a vázizom működésének neuromechanikai szempontjait vizsgálja, vagyis hogy miképpen képes a vázizom erőt kifejteni a csontokra, és ennek milyen idegrendszeri vezérlése van. A mozgások vizsgálata Arisztotelészig nyúlik vissza, aki szerint az „állatok úgy változtatják helyüket, hogy közben nyomást fejtenek a talajra”. Már Arisztotelész rámutatott tehát egy olyan létfontosságú kondicionális képességre, melyet erőnek nevezünk. Az izmok erő kifejtése nélkül ugyanis képtelenek vagyunk bármilyen mozgásra, vagy testtartásra, és egyéb kondicionális képességek, tehát a gyorsaság, állóképesség, vagy mozgáskoordináció meg sem valósulhatnak.

A könyv olvasói a vázizom működésén kívül megismerhetik a neuromuszkuláris rendszer lenyűgöző alkalmazkodóképességét, plaszticitását. Gyakorlati példákon keresztül kerülnek bemutatásra a vázizom működésbeli tulajdonságai, különös tekintettel az erő kifejtés módoszataira, valamint az erő kifejtés mértékét befolyásoló faktorokra. A könyv olvasását javaslom minden olyan sportszakos hallgatónak, testnevelőnek, edzőnek, gyógytornásznak,

terapeutának, akik érteni szeretnék a neuromuszkuláris rendszer működését, és tudásukat elmélyítve szaktudásukat kívánják tökéletesíteni. A könyv egyik különlegessége, hogy egyes kulcsfontosságú terminusok angol nyelvű fordításával is találkozunk, így megkönnyítve azok munkáját, akik a nemzetközi szakirodalmat szeretnék böngészni.

1. A VÁZIZOM TULAJDONSÁGAI

Bár az emberi szervezetben egyedül az izmokat vagyunk képesek akaratlagosan működtetni, a mozgás (motion), vagy akár egy testpozíció (posture) fenntartására (pl. ülés, állás) úgy kell tekintenünk, hogy azok a teljes emberi bioszisztéma mechanikai produktumai. A mozgások és testtartás létrejötte három nagy biológiai rendszer összehangolt működésének a következménye:

1. Az **idegrendszer** (nervous system) vezérli az izmok összehúzódásának és elernyedésének sorrendjét, erejét és sebességét. Összehangolja, koordinálja a különböző antagonista és szinergista izmok működését annak érdekében, hogy a célra orientált mozgások minél kisebb hibával és energia befektetéssel (gazdaságosan) valósuljanak meg.

2. A **mozgatórendszer** valósítja meg azt a mechanikai munkát, amely a mozgáshoz szükséges. A mozgatórendszernek két része van: **aktív és passzív mozgatórendszer**. Az idegrendszer idegezi be a **harántcsíkolt izmokat** (striated muscle), vagy más néven **vázizmokat** (skeletal muscle) amelyek az idegrendszer által küldött elektromos impulzusok hatására működésbe lépnek, és mechanikai munkát végeznek. A harántcsíkolt izmot tekintjük a mozgatórendszer passzív részének.

Míg az izmok az aktív mozgatók, a **csont-ízület-ínszalag rendszert** (skeletal system) passzív mozgatórendszernek is nevezzük. Az izmok a csontok bizonyos helyein erednek és tapadnak és egy, vagy több ízületet hidalnak át. Az eredési és tapadási pontokra erőt fejtenek ki, így az áthidalt ízületekben bekövetkezik az elmozdulás. Az izmok tehát az erőt a csontokra közvetítik és a csontok ízületben történő elmozdulása hozza létre az emberi mozgást.

4. Az **energiaszolgáltató rendszer** (energy supply system) felel azért, hogy az vázizmok működéséhez szükséges energia rendelkezésre álljon. Az izmok a tápanyagokból származó kémiai energiát használják fel ahhoz, hogy mechanikai munkát végezhesse. A tápanyagok izmokhoz szállítása, valamint a kémiai energia előállítása és felhasználása olyan bonyolult folyamatok, melyben számos alrendszer (pl. szív-keringési, légző-, emésztő-, enzim- és hormonális rendszer) közreműködik.

A harántcsíkolt izom egy olyan szövet, mely speciális tulajdonságokkal rendelkezik. Az alábbiakban felsorolt négy fontos tulajdonság is arra enged következtetni, hogy az izmok a mozgásért, testtartásért felelnek:

1.1. Akaratlagos kontrakció

Az emberek és a gerinces állatok szervezetében három különböző típusú izmot különíthetünk el: szívizom, simaizom, harántcsíkolt izom. Míg a szívizom és a simaizmok működését a vegetatív idegrendszer szabályozza, a harántcsíkolt izmok felelősek az akaratlagos mozgásokért. A harántcsíkolt izmok működése saját magunk elhatározására léptethető működésbe és akaratlagosan meg is állíthatók. Az akaratlagos (voluntary) mozgások indítása az agykéregben zajlik le, az innen kiinduló elektromos impulzus a gerincvelőn és a mozgató idegeken keresztül, a másodperc töredéke alatt jut el a harántcsíkolt izmokig, melyek ennek következtében működésbe lépnek. **Izomkontrakcióról** (muscle contraction) *akkor beszélünk, ha az izom elektromosan aktivált állapotban van, és ennek következtében megfeszül.* Bár a latin eredetű kontrakció kifejezés a szó szoros értelmében „összehúzódást” jelent, a tudomány egyhangúan a kontrakció szót alkalmazza az olyan izomműködésekre is, ahol az izom nem rövidül, hanem nyúlik, ám mégis aktív (pl. excentrikus kontrakció, lásd a későbbi fejezetekben). *Az izom tehát aktív állapotban van (kontrahálódik), ha elektromos impulzus éri, és passzív állapotban van, ha nem éri impulzus.* Fontos megjegyezni, hogy a vázizmok akarattól független, reflexszerűen is kontrahálódhatnak. Ezek a kontrakciók védelmi funkciót töltenek be, és fájdalom, vagy túlnyújtás esetén következnek be az izomszövet károsodásának megelőzésére.

1.2. Ingerelhetőség

Az izom ingerelhetősége (excitability) azt jelenti, hogy az izom kizárólagosan elektromos feszültség hatására lép működésbe, az izmok önállóan működésképtelenek. Ép emberben az elektromos impulzusokat a központi idegrendszer idegsejt-nyúlványai vezetik az izmokhoz, amelyek kontrakcióval fognak válaszolni. Amennyiben az idegnyúlványok károsodnak, esetleg elszakadnak, vagy elvágják azokat, az izom bénulása bekövetkezik (paralízis). Az izomrendszer és az idegrendszer együttesét ideg-izom (neuromuszkuláris) rendszernek nevezzük. Az erő kifejtése és annak következménye, a mozgás, a neuromuszkuláris rendszer aktivitásának terméke. Az izmok külső eszközzel is ingerelhetők. Ha valaki balesetből adódóan áramütést szenvedett, megtapasztalhatta, hogy az izmok milyen nagy erővel képesek összehúzódni a normál idegrendszer által küldött impulzusok okozta összehúzódáshoz képest. Az idegrendszeri impulzusok ugyanis igen kicsi, mikro Volt (μV) nagyságú feszültséggel bírnak.

1.3. Alak- és hosszváltoztatás

Az izom további sajátossága az, hogy kontrakció közben alak- és hosszváltozásra képes. Csontokat köt össze, és ízületeket hidal át, ezáltal képes a csontváz megfelelő mozgására. Az izom testhez közeli végét eredésnek, a távolabbit tapadásnak nevezzük. Az izom az eredési és tapadási pontokat egymáshoz közelítve (rövidülve) próbál erőt kifejteni és külső ellenállásokat leküzdeni, vagy akár e két pont külső erőhatásra bekövetkező távolodását (megnyúlva) fékezni. Rövidülés és nyúlás közben változhat az izom alakja, vastagabb, illetve vékonyabb lesz. Jellemző tovább, hogy a hosszváltozás alatt változhat az izomrostok lefutásának ínhoz képesti szöge (főleg tollazott izomnál), amely befolyásolja az erőfejtés minőségét (nagyságát és sebességét).

1.4. Elaszticitás

Az izmok aktív és passzív állapotban is nyújthatók, elasztikus tulajdonsággal (elasticity) rendelkeznek. Ha egy izmot megnyújtunk és távolodik egymástól a két vége, akkor az izomnak fokozódik a feszülése, ellenállást tanúsít. Ugyanakkor rugalmasságot is tapasztalunk, hiszen a nyújtás befejezésével az izom visszatér az eredeti nyugalmi hosszához. Ez az elaszticitás rendkívül fontos tulajdonság, ugyanis a talajon végzett ciklikus mozgásoknál (pl. járás, futás), vagy akár ugrómozgások végrehajtása közben, ahol az ízületek hajlítása és nyújtása egymás után következik, a megnyújtott izom szinte egy gumikötélhez hasonlóan rövidül, növelve a mozgás eredményességét és gazdaságosságát.

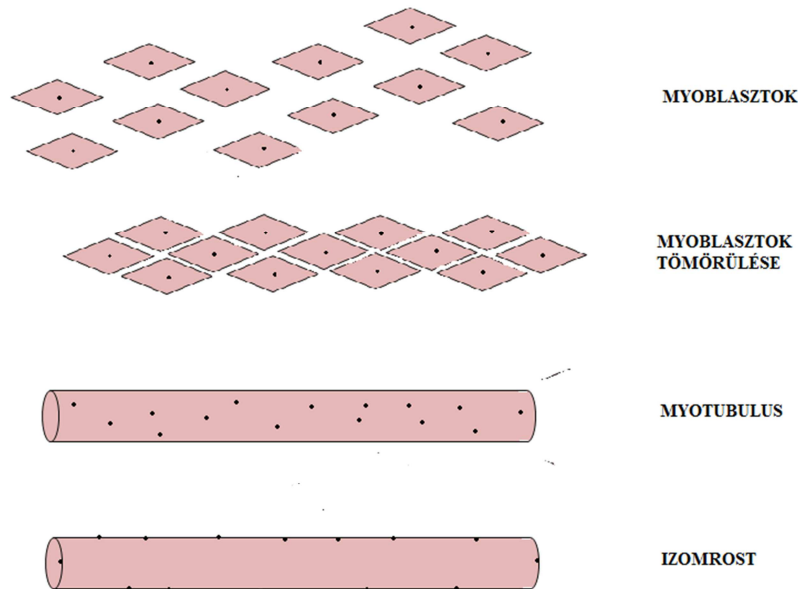
ÖSSZEFOGLALÁS

- Fiziológias körülmények között a vázizmok csak az idegrendszer által küldött elektromos impulzusokkal működtethetők.
- Izomkontrakció alatt az izom aktivált állapotát értjük.
- A vázizmok eredésüknél és tapadásuknál fogva erőt fejtenek ki a csontokra: rövidülhetnek és nyúlhatnak elmozdulást okozva, vagy aktív állapotban hosszváltozás nélkül a testtartást segítik.
- A vázizmok elasztikus tulajdonsággal bírnak: ha külső erők hatására megnyúlnak, rugalmas ellenállást tanúsítanak.

2. A VÁZIZOM ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE

2.1. Az izomrostok születése és kifejlődése

Az izomsejtek (muscle cell), vagy más néven **izomrostok** (muscle fiber) születését és fejlődését myogenezisnek nevezzük (2.1. ábra). Az embrió gerinchúrában található őssejtekből indul a folyamat. Az őssejtek (stem cells) a megfelelő kémiai jel hatására bármilyen szövetre jellemző sejté átalakulhatnak (differentiálódnak). Az izomszövet esetében két fehérje indítja el a folyamatot, a *myoD* és a *myf5* (Edmonson és Olson, 1989; Scales és mtsai, 1990). Ezeknek a fehérjéknek a hatására az őssejtek **myoblasztokká** alakulnak, melyek primitív, egy sejtmaggal rendelkező (mononukleotid) izomsejtek. Ezt követően a myoblasztok egymással tömörülve **myotubulusokat** formálnak, melyek már hosszabb sejtképződmények, és mivel minden myoblasztnak van sejtmagja, így a myotubulus már több sejtmaggal rendelkezik. A myotubulusok még nem olyan hosszúak, mint a kifejlődött izomrostok, így azok végeihez még további myoblasztok kapcsolódnak. A myotubulusok hosszirányú fejlődése már a kifejlett izom funkciójára, vagyis a rövidülésre és nyúlásra utal. A myotubulusok további vastagodáson mennek keresztül, míg végül érett izomrosttá fejlődnek. A fejlődés végére jellemző, hogy a rostok sejtmagjai a központi elhelyezkedés helyett a sejt felszínére orientálódnak. A sok sejtmagúság különös tulajdonsága az izomnak, mely lehetővé teszi azt, hogy az izomrost elszakadásakor a leszakadt részek, melyekben van sejtmag, életképesek maradjanak. A teljesen kifejlett izomban is maradnak be nem épült myoblasztok. Ezeket **szatellit sejteknek** nevezzük és nagyon fontos szerepet töltenek be az izomsérülés utáni regenerációban, ugyanis ezek a sejtek beépülnek a „meghibásodott” izomrostokba és normál izomrostokká alakulnak át.



2.1 ábra. Az izomrostok születése

2.2. A neuromuszkuláris szinapszis kialakulása

Az izomrostok kifejlődésekor a rostokat körbevevő sejtmembrán (szarkolemma) felszínén acetilkolin (ACh) receptorok találhatók egyenletesen elosztva. Az ACh-nak az idegsejtről (neuron) az izomsejtre történő elektromos ingerület-átvitelben van szerepe. Amikor a mozgató idegsejtek nyúlványai megtalálják az izomrostokat, hozzájuk kapcsolódnak. A mozgató idegsejt (motoneuron) nyúlványának (axon) izommal létesített kapcsolatát **neuromuszkuláris szinapszishoz** (neuromuscular junction), vagy **motoros véglemeznek** nevezzük (motor endplate). A kapcsolódás után az ACh receptorok a kapcsolódás helyére vándorolnak (Poo, 1982), és ezzel megakadályozzák, hogy az izomrost más területén is kialakulhasson szinapszis. Érdekes, hogy az embrióban még egy izomrost ugyanazon pontjához több motoneuron axonja is kapcsolódhat, melyre még nem találtak magyarázatot a kutatók. A születést követően azonban ezek száma csökken és végül minden rostot egy motoneuron fog beidegezni (elimináció).

2.3. Az izomrost típusok kialakulása

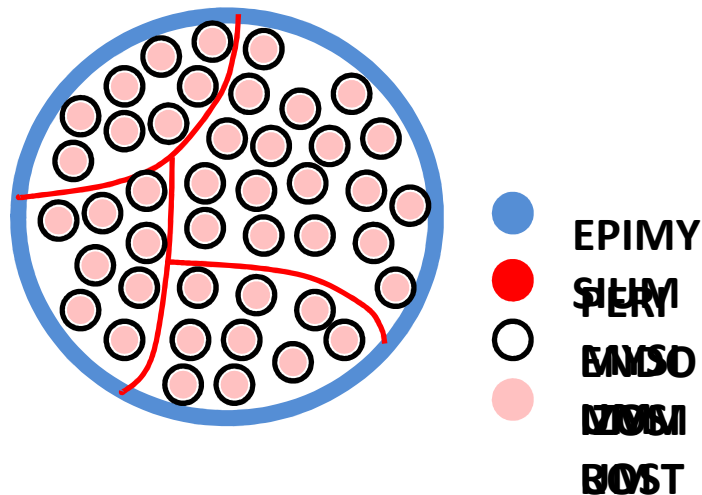
A humán vázizom lassú és gyors rángású izomrostokat keverten tartalmaz. Ezek a rostok különböző feladatokat látnak el attól függően, hogy az adott feladat hosszantartó, vagy pedig rövid idejű, gyors és erőteljes izomkontrakciókat igényel. Buller és mtsai (1960) úgynevezett kereszt-innervációs kísérletükkel bebizonyították, hogy a motoneuron határozza meg azt, hogy egy izomrost lassú vagy gyors típusú lesz. A kísérlet során a gyors és lassú

rostokhoz tartozó axonokat levágták és keresztezték, és ennek eredményeképpen a gyors rostból lassú, a lassú rostból pedig gyors rost lett. Ugyanakkor Miller és Stockdale (1986) igazolták, hogy már az éretlen myoblasztoknak is van lassú és gyors típusuk, és az azonos típusúak tömörülnek össze myotubulust és később érett rostot alkotva. Akkor mégis hogyan találja meg az axon a megfelelő rostot? Három lehetséges módja van: 1. az axon már a fejlődés elején megtalálja a megfelelő izomrostot, 2. az axon rossz izomrosthoz kapcsolódik és megváltoztatja annak típusát, 3. vagy a már korábban említett módon az embrionális időszakban több axon is beidegez egy rostot, majd az elimináció során csak a megfelelő marad meg és fogja alkotni a szinapszist. A tudomány jelenlegi állása szerint az első elmélet bizonyul a legvalószínűbbnek (Thompson és mtsai, 1984).

2.4. A vázizom szerkezete

2.4.1. A vázizom passzív része: a kötőszövet

*A teljes izom **passzív** és **aktív izomrészekből** áll. A passzív részeknek nevezzük a **kollagén** és **elasztin** fehérjéket tartalmazól kötőszöveti részeket, amelyek nem képesek akaratlagosan erőt kifejteni (ezért alkalmazzuk a „passzív” kifejezést), bár a későbbiekben tárgyalni fogjuk, hogy ennek ellenére nagyon fontos szerepük van a mozgásokban. Ha az izmot a nagyobb alkotórészekről a kisebbek felé haladva vizsgáljuk meg (2.2 ábra), akkor először a teljes izmot körbevevő legvastagabb kötőszövettel találkozunk, ez az **epimysium**. Az epimysium választja el egymástól a különálló izmokat. Az izom belseje felé haladva találjuk **perimysium** nevű kötőszöveti részt, mely vékonyabb, mint az epimysium, de ennek ellenére igen ellenálló. A perimysium választja szét az izmot izomkötegekre (fascicula), így utat biztosítva az izomhoz tartó vérereknek és idegeknek. A legkisebb kötőszöveti egység az **endomysium**, mely minden egyes izomrostot körbevesz. Az endomysium, melynek vastagsága mintegy tizede az epimysiuménak, biztosítja a helyet az izomrostokhoz érkező kapillárisoknak.*



2.2. ábra. A teljes izom kötőszöveti felépítése.

A vázizom kötőszöve négy nagyon fontos funkciót lát el:

- Biztosítja a helyet az izmokhoz futó idegeknek és vérereknek, hogy azok akadálytalanul jussanak el az izom belsejéig.
- Stabílan összefogja, összetartja a vékony és hosszú izomrostokat, ezáltal biztosítva azt, hogy a kontrakció során az izomrostok azonos irányba fejtsenek ki erőt.
- Fontos szerepük van az erő közvetítésében, hiszen az izomrostok által akaratlagosan kifejtett erő erre a kötőszövetre tevődik át, és a kötőszövet az izom két végpontjánál található ínban összpontosul. Az inak maguk is kötőszövetből állnak, rendkívül erős képződmények, melyek az izmokat a csontokkal kötik össze. Ha elképzeljük, hogy egyes sportolók mekkora erőt képesek kifejteni, megértjük, hogy a kötőszövet micsoda teherbírára képes.
- Nagymértékben ellenáll a nyújtásnak, megvédve az általuk körbezárt izomrostokat. Rugalmas (elasztikus) tulajdonsággal bír. Ez az elaszticitás kifejezetten fontos egyes ciklikus emberi mozgásoknál (járás, futás, sorozatugrások), ugyanis a megnyújtott kötőszövet energiát képes raktározni, és a nyúlás alatt raktározott elasztikus energia az izom összehúzódásakor hozzáadódik az izomrostok által kifejtett erőhöz, segítve a külső ellenállás legyőzését.

Ha a kötőszövet és az izomrostok anatómiai elrendezését megfigyeljük, akkor egyértelműen látszik, hogy bár az izom lágy részekből álló szövet, a csontokra mégis igen

nagy erőhatást képesek kifejteni. A szöveti elrendezettség olyan módon valósul meg, hogy a kisebb izomegységek részereje összeadódjon, és így együttesen nagy külső ellenállások legyőzésére legyen alkalmas.

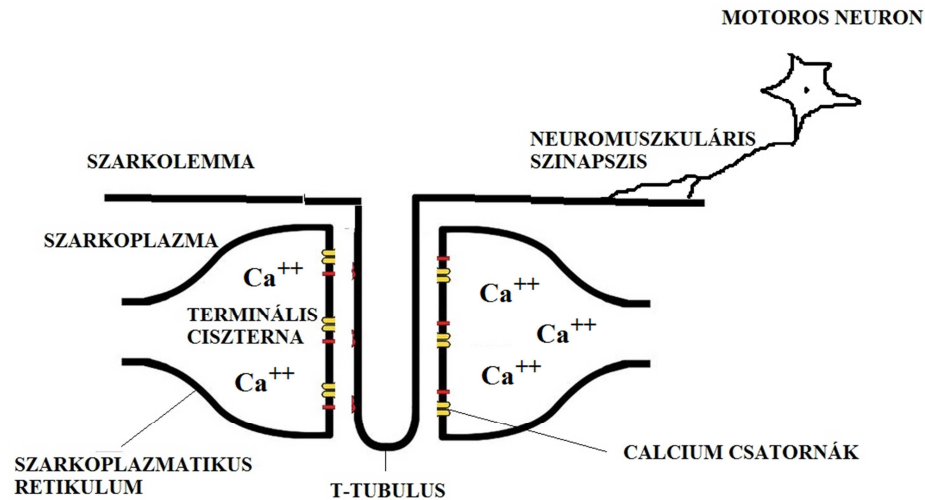
2.4.2. A vázizom aktív része: az izomrost

A kötőszövet által körbevett izomrészek az akaratlagos erő kifejtésért felelősek. Az **izomrost** az *erőkifejtés egysége, ezért ezeket az izom aktív részeinek tekintjük*. Az izomrost egy henger alakú sejt, mely egészséges felnőtt embernél 10-100 μm átmérőjű, és 2-3 cm-től kezdve akár 45 cm (m. sartorius) hosszú is lehet (Wickiewicz és mtsai 1983). Ez az alakzat már önmagában hosszirányú működésre (összehúzódásra - elernyedésre - nyúlásra) enged következtetni. Az izomrost átmérője és hossza nagyon fontos meghatározója az emberi erő kifejtésnek. Az átmérő ugyanis a kontrakció erejét befolyásolja, és az átmérő csökkenése inaktivitásra, növekedése pedig edzettségre utal. *Minél nagyobb az izomrost átmérője, annál nagyobb az erő kifejtő képessége*. A rostok hossza az összehúzódás sebességét befolyásolja, ugyanis *minél hosszabb egy izomrost, annál nagyobb rövidülési sebesség elérésére lehet képes*. Ezeknek a mechanizmusoknak a megértése csak akkor válik teljessé, ha megismerjük az izomrost molekuláris összetevőit és a kontrakció molekuláris mechanizmusát.

Az izomrostok szorosan egymás mellett helyezkednek el, és az endomysium választja el őket egymástól (2.2. ábra). Az izomrostok nagyon ritka esetben futnak az eredési íntól a tapadási ínig, tehát legtöbb esetben jóval rövidebbek, mint maga a teljes izom hossza. Az endomysium, amely egy mátrix-szerű kötőszövet képződményként, minden rostot körbevesz és biztosítja azt, hogy az erő rostról-rostra átvédjön és végezetül az inakhoz érjen (Ounjian és mtsai 1991). Ez nagyon fontos tulajdonság, mert a hajszálvékony izomrostok önmagukban nagyon kicsi erő kifejtésre képesek, nagy ellenállást csak együttes erővel képesek legyőzni. Az izom hasában található izomrostok tehát erőt fejtenek ki, az erő a kötőszövet által az ínvégekre tevődik, és az inak mozdítják el a csontokat úgy, hogy a tapadás helyére fejtenek ki erőt.

Mint minden más sejt, az izomrost is rendelkezik sejtmembránnal (szarkolemma). A **szarkolemma** (2.3. ábra), azon kívül, hogy a sejt organikus részeit a sejten belül tartja, fontos szerepet tölt be a kontrakcióban. *A mozgató idegsejtek axonjain érkező elektromos ingerületet, vagy impulzust (akciós potenciált) ugyanis a szarkolemma képes tovább vezetni és az egész izomrost felületén szétterjeszteni*. A szarkolemma az izomrost bizonyos helyein mélyen betüremkedik az izomrost belsejébe, hogy az akciós potenciálokat oda is bevezesse. Ezeket az

izomrost felszínére merőleges betüremkedéseket **transzverzális tubulusoknak** (T tubulus) nevezzük. Az izom mélyére bejutó elektromos inger lesz a kontrakciót kiváltó kulcs. Az izomrost belső részét, melyet a szarkolemma határol **szarkoplazmának** nevezzük.



2.3. ábra. Az izomrost ingerületvezetési rendszere.

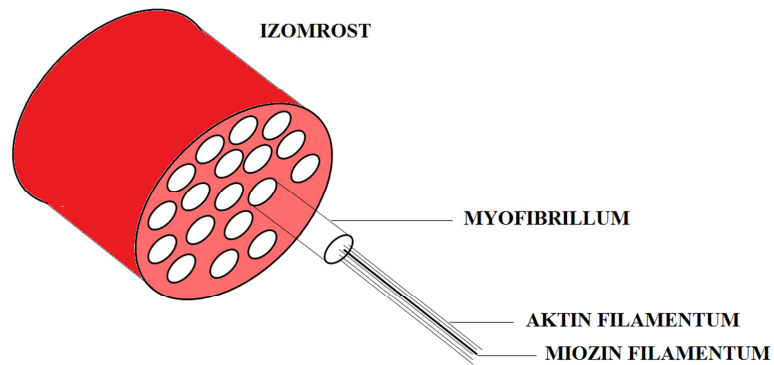
Az izomrost mélyén hosszanti irányú csatornákkal is találkozunk, ezeket **szarkoplazmatikus retikulumnak** nevezzük. A szarkoplazmatikus retikulum hosszanti és a T tubulus erre merőleges irányából adódik, hogy a két csatornának valahol egymást kereszteznie kell. A felszíntől az izomrost mélyére hatoló T tubulus mintegy kettészeli a szarkoplazmatikus retikulumot, megszakítva annak folytonosságát. A megszakítások helyén található tehát egy T tubulus, és annak két oldalán elhelyezkedő szarkoplazmatikus retikulumok. A három képződményt együttesen **triádnak** nevezzük. A triádokban elhelyezkedő szarkoplazmatikus retikulum végeket **terminális ciszternáknak** nevezzük. A T tubulusokon érkező akciós potenciál áterjed a terminális ciszternákra és ennek következtében a szarkoplazmatikus retikulumban tárolt Ca^{2+} ionok kiszabadulnak, létrehozva az izomkontrakciót. Az inger szétterjedésének és az általa létrehozott kontrakciónak a részletes mechanizmusát később tárgyaljuk.

Mint ahogyan azt már korábban említettük, minden egyes izomrost önálló (de egyetlen) beidegzéssel rendelkezik. Ha a beidegző axonon keresztül inger érkezik a rosthöz, akkor az egész rost kontrakcióval fog válaszolni. A rostokat körülvevő endomysium megakadályozza azt, hogy a szomszédos rostokra is ráterjedjen az ingerület. Ezt egyfajta elektromos szigetelésnek is felfoghatjuk. Így tehát az egyes rostok elkülönítve is működtethetők, és az idegrendszer vezérli azt, hogy az egyes izomrostok bekapcsolódnak az

erőkifejtésbe vagy nem. Ez a feladat nehézségén múlik. Amennyiben nagy erőt kell kifejteni, a rendelkezésre álló izomrostok nagy része be fog kapcsolódni.

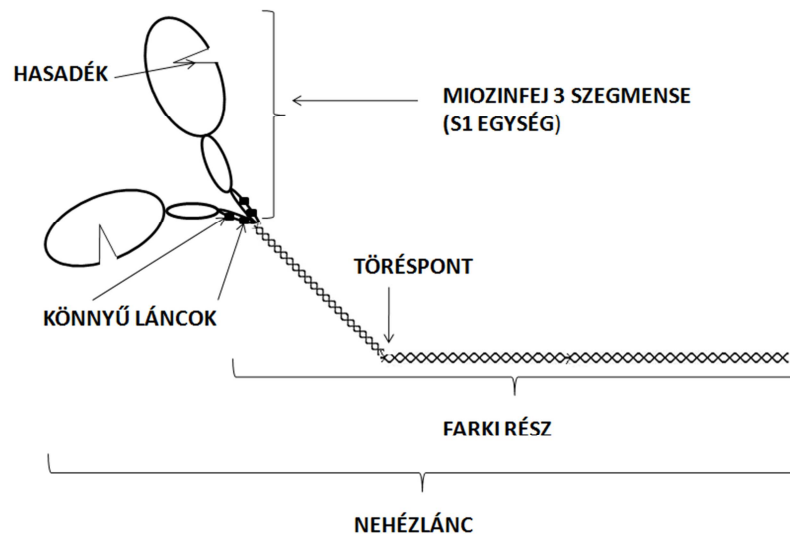
*Az izomrostra jellemző, hogy több **sejtmaggal** is rendelkezik.* A sejtmagok az izomrost teljes hosszában, annak felszínén helyezkednek el, viszont a motoros véglemez környékén sűrűbben találhatók. A sejtmag kromoszómáinak génjei irányítják az izomrostban a fehérjeszintézist. Az izomrost egy másik fontos alkotórésze a **mitokondrium** (mitochondria). A mitokondriumban kerül előállításra a nagy energiával rendelkező adenzin trifoszfát (ATP), amely az izom egyetlen közvetlen energiaforrása, bár ATP-t mindhárom tápanyagforrásból (szénhidrát, zsír, fehérje) elő lehet állítani. Az ATP nélkülözhetetlen szerepet tölt be a kontrakció molekuláris mechanizmusában.

Az izom hosszirányú felépítettsége az izomroston belül is megfigyelhető. Az izomrostok kisebb egységei a **myofibrillumok** (myofibrills) (2.4. ábra). A myofibrillumok mintegy 1-2 μm átmérővel rendelkeznek, és az izom mélyére hatoló tubuláris rendszer választja el azokat egymástól. Minden egyes myofibrillumot T-tubulus vesz körbe, biztosítva ezáltal azt, hogy a rost felszínéről érkező akciós potenciálok (elektromos ingerek) az izom minden részére eljuthassanak. Ha a myofibrillumokat további részekre tagoljuk, akkor eljutunk az vázizom legkisebb egységeihez, a **myofilamentumokhoz** (myofilament). A myofilamentumok olyan óriásmolekulák, melyek magáért a kontrakcióért felelősek. Kétféle myofilamentum létezik: az **aktin** tartalmú vékony filamentum és a **miozin** tartalmú vastag filamentum. A myofibrillumok keresztmetszetét vizsgálva megfigyelhető, hogy a myofilamentumok hexagonálisan helyezkednek el úgy, hogy minden egyes miozint hat aktin molekula vesz körbe egyenlő távolságra a miozintól. Az aktin és a miozin molekulák nem futnak végig a myofibrillum teljes hosszán, hanem szakaszokban találhatók meg. A myofibrillumban vannak olyan szakaszok, ahol csak aktin, csak miozin, vagy pedig mindkét molekula megtalálható. E miatt az elrendeződés miatt hosszmeteszeten a myofibrillumok és az egész izomrost elektronmikroszkóp alatt egymásután váltakozó világos és sötét csíkokat mutat. Innen ered a „harántcsíkolt” kifejezés. A vastag és vékony filamentumok között keresztidák létesülhetnek, melynek következtében a két molekula elcsúszik egymáson, létrehozva az izom rövidülését.



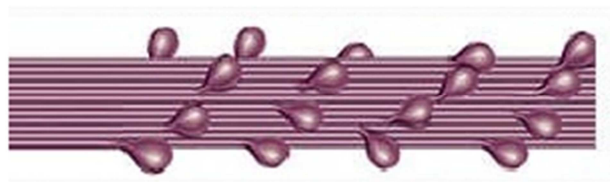
2.4. ábra. Az izomrost szerkezeti felépítése.

A miozin az izom szerkezetében az egyik legfontosabb molekula, mert az izomerő kifejtésének mértékét és sebességét szabályozza. Egy miozin molekula egy hosszabb, kettős helikális szerkezetű farki részből (myosin tail) és a hozzá tartozó két fejből (myosin head) áll (2.5. ábra). A farki részen található egy törés (hinge region), amely mentén az egész molekula hajlékonnyá válik. Ez a hajlékonyság szükséges ahhoz, hogy a miozinfjek az aktinhoz közelítsenek a kereszthidak kialakításáért. A miozin fejet S1 szegmensnek is szokták nevezni. Egy miozin molekula (ha két helikális szerkezetű molekulából álló farki részt és a két fejet együttesen vesszük figyelembe) két nehéz és négy könnyű fehérjeláncból áll. A miozin nehéz lánc (myosin heavy chain) az egész miozin molekulán végighúzódik, tulajdonképpen a teljes farki és feji részt ez alkotja. A könnyű láncok (myosin light chain) a miozin fej nyaki részén található (2.5. ábra). A feji rész három szegmensből tevődik össze (50KD, 25KD és 20KD molekula súlyú szegmens) (2.5. ábra), melyek közül a legkisebbhez (ami egyébként a miozinfj nyaki része) kapcsolódnak a könnyű láncok. A nagyobbik szegmens felelős az aktinkötésért illetve kontrakcióhoz szükséges ATP hidrolizálásáért. Ezt a szegmenst teljes egészében kettéválasztja egy hasadék, melynek szélességét az ATP szabályozza (Rayment és mtsai 1993). Ha ugyanis az ATP behatol a hasadékba, az 50KD szegmens alsó és felső része eltávolodik, és ennek következtében az aktin-miozin kötés gyengül. A hasadék bezáródásával pedig erősödik az aktin-miozin kötés. Fontos megjegyeznünk, hogy a hasadék kinyílása a miozinfj elfordulását is eredményezi. A miozin molekula egyes alkotórészeinek szabályozó szerepét a későbbiekben tárgyaljuk.



2.5. ábra. A miozin molekula szerkezeti felépítése.

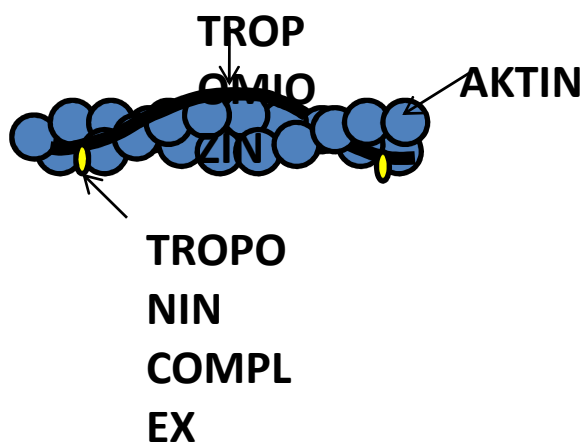
Kontrakció során a miozin fej tapad hozzá az aktinhoz a kereszthídat alkotva és a fej elmozdulása okozza az erő kifejtést (power stroke). Több miozin molekula egymásra csavarodva alkotja a miozin filamentumot (vastag filamentum). Az összecsavarodás olyan módon történik, hogy keresztmetszeti nézetből a fejek egymástól 60° -al elfordulva helyezkednek el, hosszszelvényi nézetből pedig 1-2 nm-re egymástól elcsúszva (2.6. ábra). A miozin fejek ilyen térbeli elrendeződése lehetővé teszi, hogy minél több kereszthíd létesülhessen az aktin és miozin között, jelentősen növelve a teljes izom erő kifejtési kapacitását.



2.6. ábra. A miozin molekulák hosszbeli elrendeződése.

Az aktin filamentum (vékony filamentum), mely helikális szerkezetű és egy kettős gyöngysorra emlékeztet, aktin monomerekből tevődik össze. *Míg a vastag filamentumok csupán miozinból állnak, a vékony filamentumok az aktinon kívül más fehérjéket is tartalmaznak, melyek a kontrakció szabályozásáért felelnek.* Az aktin gyöngysorára csavarodik a **tropomiozin** nevű molekula, azon pedig azonos távolságokra egymástól egy-egy **troponin** molekula található (2.7. ábra). A troponin felelős a kontrakció indításáért, vagyis a kereszthíd létesítéséért. A troponin három alegységből áll: *troponin T*, amely a troponint a tropomiozinhoz köti, *troponin C*, amelyhez a kontrakció során a kalcium ion kapcsolódik, és

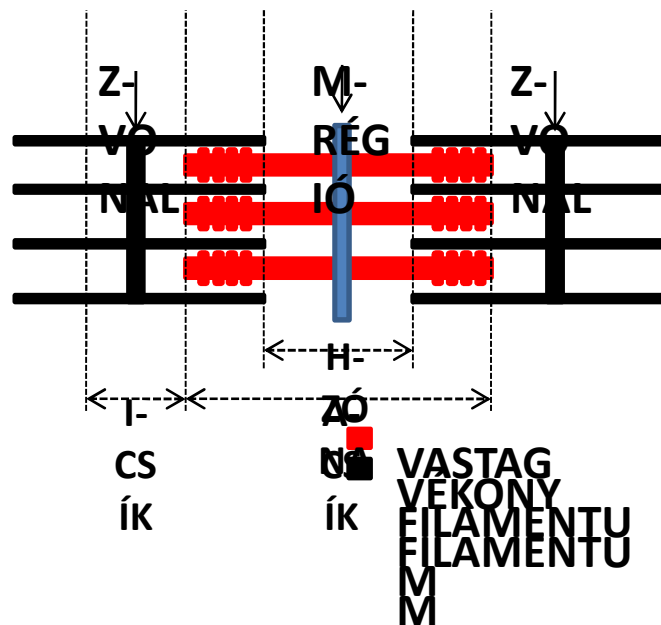
troponin I, mely meggátolja a kontrakciót, amennyiben nincs jelen kalcium. Ezeknek a fehérjéknek a kontrakciót szabályozó szerepét is a későbbiekben tárgyaljuk.



2.7. ábra. Az aktin filamentum szerkezeti felépítése.

2.4.3. Az izomrost funkcionális egysége: a szarkomer

Ha a myofibrillum hengeres alakjától eltekintünk, és elektronmikroszkóp alatt csak hosszmeteszében vizsgáljuk azt, akkor látható, hogy a harántcsíkokat alapján elkülönített szakaszok ismétlődnek. A myofibrillumokban az ismétlődő szakaszokat **szarkomernek** nevezzük, és az izom funkcionális egységének tekintjük. Ha a szarkomert elektronmikroszkóppal vizsgáljuk, akkor jól látható, hogy a már említett aktin és miozin filamentumok egymással párhuzamosan helyezkednek el, és azok, mint a fésűfogak összefonódnak (2.8. ábra). A szarkomer két szélén vannak olyan részek, amelyek a harántcsík világos részét képezik, ugyanis itt csak a vékony aktin filamentum található meg. Ezt nevezzük I csíknak. A szarkomer középső része sötétebb, itt ugyanis mind a vékony aktin, mind pedig a vastag miozin molekula megtalálható, egymást átfedve. Ezt A csíknak nevezzük. Az A csíkon belül is található még egy vékonyabb világos sáv, de itt csak a miozin molekulák találhatók meg, ezt H zónának nevezzük.



2.8. ábra. A szarkomer szerkezete.

2.4.4. A szarkomer szerkezeti fehérjei

Az aktin és miozin filamentumok szabályos elrendeződéséért, valamint a kontrakció során a rendezettség megtartásáért számos fehérje felel. A filamentumok fő rögzítő helyei az M-zóna, illetve a Z-vonal (vagy Z-lemez) (2.8. ábra).

A miozin filamentumokat összetartó fehérjék egy része a H zónán belül vékony, úgynevezett M vonalakban strukturálódnak, amelyeket együttesen nevezünk M-zónának. Az **M-zóna fehérjei** tartják meg a miozin molekulák integrált szerkezetét, hogy azok ne essenek szét egymástól. Ezek közül a fehérjék közül az egyik a *kreatin kináz* (CK), mely köztudottan intenzív edzést követően leszakadhat és bekerülhet a véráramlásba. A CK az egyik leggyakrabban mért mikrosérülés mutató a sportorvosok és élsportolók körében. A másik jól ismert, M-zónát összetartó fehérje a myomesin. Az M zóna fehérjeit M-filamentumoknak is nevezik.

A miozin végeket a titin molekula rögzíti a Z-vonalhoz. Ebben a „kifeszített” állapotban a miozin filamentumok megtartják rendezettségüket, egymástól való távolságukat. A titin egy óriásmolekula, amely a nyugalmi hosszának akár négyszeresére is nyúlhat. Immunglobulin alegységekből épül fel, melyek harmonikaszzerűen képesek össze- és széthajtni. Az inak mellett részben a titin molekuláknak is tulajdonítható az izom passzív rugalmassága. Egyes szerzők a titint „molekuláris rugónak” is nevezik (Erickson, 1997;

Keller,1997). Az izom passzív nyújtásakor ezek a molekulák egyre nagyobb ellenállást tanúsítanak, majd a nyújtás befejezésével visszarendeződnek eredeti hosszukra.

A Z-vonal α -aktinin nevű fehérjéje rögzíti egymáshoz a Z-vonal egyik illetve másik oldalán elhelyezkedő aktin filamentumokat. A Z-vonal további fehérjéi, a *dezmin*, a *vimentin* és a *szinemin* mintegy átszövik és rögzítik a Z-vonalból kiinduló filamentumokat. A vékony aktinszálak térbeli szerkezetének megtartásáért a *nebulin* molekula felel, amely az egész aktinon végigfutva stabilizálja annak helyzetét. A Z-vonal fehérjéi nemcsak az aktin molekulákat rögzítik egymáshoz, hanem az egész aktin rendszert rögzítik a citoskeletális fehérjékhez.

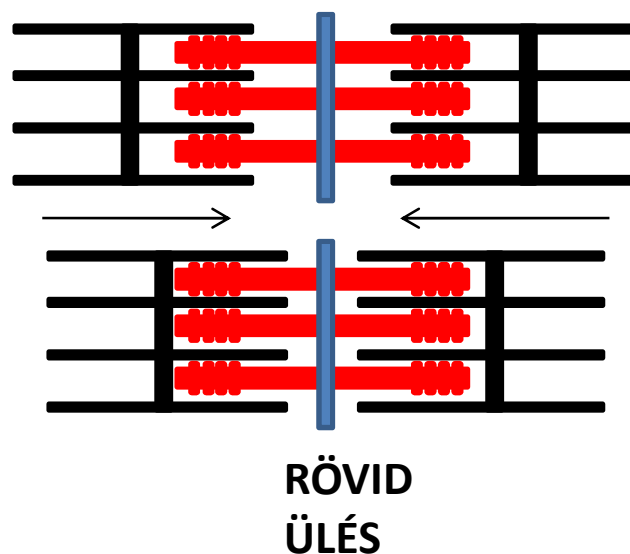
A citoskeleton olyan fehérjékből (filamentumokból) álló rendszer, amely a sejten belül (a citoplazmában) található. *A citoskeletális fehérjék felelnek egy adott izomsejten belül a miofibrillumok összetartásáért, rendezettségéért. Másik szerepük abban van, hogy miofibrillumokat a membránhoz rögzítik.* A citoskeletont nem egy merev szerkezetnek kell elképzelnünk, hanem jelentős rugalmassággal bír. Ez logikus, hiszen kontrakció során a rostok alakja, hossza és lefutási szöge is változhat. A citoskeletonnak ezt követnie kell, miközben azért a miofibrillumokat is egyben kell tartania. A legismertebb citoskeletális fehérjék az *aktin*, a *spektrin* és a *disztrofin*.

Számos olyan génmutáció létezik, amelynek következtében az izom normál disztrofintartalma jelentősen lecsökken. Ezeknek a betegségeknek a gyűjtőneve a *disztrofia* (dystrophy). Az egyik ilyen betegség a Duchenne disztrofia (Duchenne muscle dystrophy, DMD). A DMD betegek izomzatában a disztrofin hiánya abnormális működéshez és folyamatos mikrosérülésekhez, izomrost elhaláshoz (nekrózis) vezet. A mikrosérülések bár egy ideig regenerálódnak, előbb-utóbb kimerítik a regenerációért felelős szatellit sejtek kapacitását, így a beteg egyre gyengébb és fáradékonyabb lesz. A betegség következtében az egyén először tolószékbe kényszerül, majd a 20-as vagy 30-as éveiben életét veszti.

2.4.5. A „csúszófilamentum” mechanizmus

Az izomkontrakció molekuláris mechanizmusának kutatásában mérföldkönek tekinthető az a felfedezés, amelyet az elektronmikroszkóp megjelenése tett lehetővé, és amely szerint *az izom rövidülése úgy jön létre, hogy az aktin és miozin filamentumok egymás mentén párhuzamosan, de ellentétes irányba elcsúsznak, anélkül, hogy maguk a filamentumok rövidülnének.* A két filamentum elcsúszását a kereszthidakban kifejtett „erőcsapás”, vagyis a

miozin fej elfordulása okozza. Az *elcsúszás* következtében a szarkomerek Z lemezei közelednek egymáshoz, vagyis a teljes izom rövidül (2.9. ábra). A jelenséget **csúszófilamentum mechanizmusnak** (sliding filament mechanism) nevezzük. A felfedezés érdekessége, hogy azt két egymástól független kutatócsoport, Huxley és Niedergerke (1954), valamint Huxley és Hanson (1954) tették egyidejűleg, és mindkét csoport eredményei a rangos Nature folyóirat ugyanazon számában jelent meg. További érdekesség, hogy mindkét kutatócsoportban volt egy Huxley vezetéknévű kutató, rokonsági kapcsolat azonban nem volt közöttük.



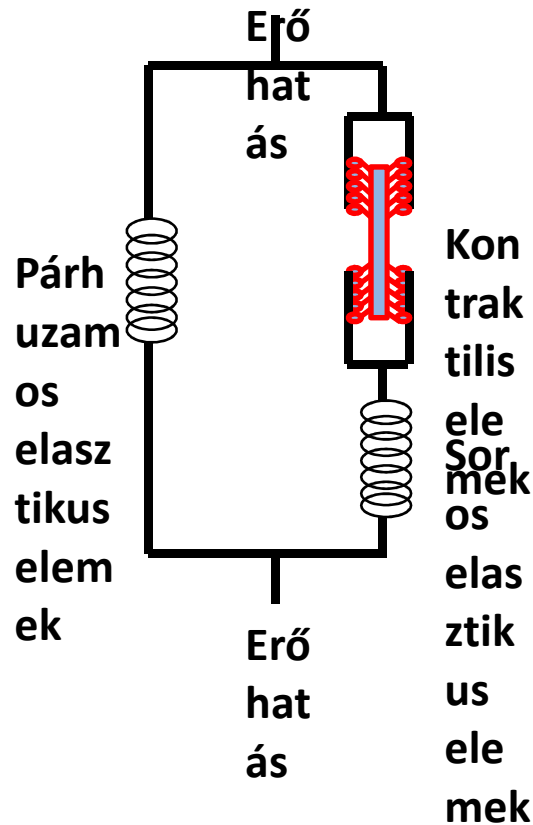
2.9. ábra. A szarkomerek rövidülése („csúszó filamentum” mechanizmus) Huxley és Niedergerke (1954), valamint Huxley és Hanson (1954) alapján.

Ahhoz, hogy az aktin és miozin filamentumok egymással tökéletes átfedtségben csússzanak egymásba, meg kell tartanuk integritásukat, térbeli szerkezetüket. Érthető tehát, hogy az előző alfejezetben tárgyalt szerkezeti fehérjék (Z-vonal és M-régió fehérjéi, citoszkeletális fehérjék) milyen fontos szerepet játszanak a kontrakció során.

2.4.6. Kontraktilis és elasztikus izomrészek kölcsönhatása: a háromelemes modell

Amikor korábban a teljes izom szerkezetét tárgyaltuk, az izom rugalmasságáért (elaszticitásért) és mechanikai védelméért felelős kollagén kötőszövetet passzív, magukat az erő kifejtésért felelős myofibrillumokat pedig aktív izomrésznek tekintettük. Egy másik elnevezés szerint, melyet az izom mechanikai működésének modellezésénél használunk, az izom úgynevezett **elasztikus** (*elastic muscle elements*) és **kontraktilis** (*contractile muscle elements*) elemeket tartalmaz. Az aktin és miozin fehérjéket az izom kontraktilis elemeinek

tekintjük, ezek kapcsolata hozza létre a kontrakciót. Az izom elasztikus elemei a kontraktilis elemekkel vagy sorba, vagy párhuzamosan kapcsolódnak. A vázizom kontraktilis és elasztikus alkotóelemeinek a működését, egymással való kölcsönhatását a 2.10. ábrán látható *háromelemes izommodellel* szoktuk jellemezni (Hill, 1938).



2.10. ábra. A vázizom mechanikai működését reprezentáló háromelemes modell Hill (1938) alapján. A kontraktilis elemek az aktív erő kifejtésért felelnek. A soros elasztikus elemek a kontraktilis elemek erejét közvetítik a teherre (pl. inak a csontokra). A párhuzamos elasztikus elemek az izom nagy terjedelmű passzív nyújtásakor feszülnek meg, meggátolva a kontraktilis elemek elszakítását.

A modellben a **soros elasztikus elemeket** (*series elastic muscle elements*) az inak, valamint a miofilamentumok belső rugalmassága reprezentálja. Ezeknek elsősorban a kontrakció alatt van jelentős szerepük, vagyis amikor az izom aktív állapotban van. Amikor a kontraktilis elemek rövidülnek, a soros elasztikus elemek a *legyőzendő ellenállásra* közvetítik az erőt. A soros elasztikus elemek rugalmasságnak nagyon fontos szerepe van az olyan mozgásoknál, mint például az ugrás és a futás), ugyanis *megnyúlásuk során elasztikus energiát tárolnak* (a rugókhoz hasonlóan), és amikor összehúzódnak ez az energia felszabadul, segítve a kontraktilis fehérjék (aktin és miozin kötések) erő kifejtését.

Fontos megértenünk, hogy a nagyméretű, csontokhoz tapadó inakon kívül a mikroszkopikus méretű szarkomeren belül is vannak olyan molekulák, amelyek rendelkeznek elasztikus tulajdonsággal. A kutatók szerint mind az aktin, mind pedig a miozin filamentum jelentős rugalmassággal bírnak. Állatkísérletben igazolták, hogy a miozin farki része akár 2,5-szeresére nyúlhat az eredeti hosszához képest (Schwaiger és mtsai, 2002). Mások szerint kontrakció közben az aktin 40-50%-ot tesz ki a szarkomer nyújthatóságából (Huxley és mtsai, 1994). Ezért soroljuk tehát a miofilamentumok belső rugalmasságát a soros elasztikus elemek közé.

A párhuzamos elasztikus elemeket (parallel elastic muscle elements) az izom fascia, endomysium, perimysium és epimysium részei reprezentálják. Az izom passzív nyújtásában van szerepük. Ha az izmot a normál hosszánál jóval nagyobb mértékben passzívan megnyújtjuk, akkor a nyújtás után ezek az elemek „visszarendezi” az izmot a normál hosszára.

2.4.7. Az izom hossza és keresztmetszete

A fentieket olvasva már bizonyosan egyértelművé vált az olvasó számára, hogy egy izomrost hosszanti irányban fejt ki erőt. A teljes izmok ízületeket hidálnak át és a csontok anatómiai képletein erednek és tapadnak. Az eredés és tapadás közötti „húzóerő” hatására a csontok az ízületi felszíneken elmozdulnak, közelednek egymáshoz és forgás jön létre az ízületi tengelyek körül. A vastus medialis izom például a combcsonton eredve és a sípcsonti érdességen tapadva, áthidalva a térdízületet, a térdízület feszítését (extenzióját) hozza létre. Ugyanakkor egy másik izom, a rectus femoris a térd és csípő ízületet is áthidalja, és mind a térdízület feszítésben, mind pedig a csípőízület hajlításában (flexiójában) szerepet játszik. Bármelyik izmot is tárgyaljuk az emberi szervezetben, nyilvánvaló, hogy különböző feladatok elvégzésre alakultak azok ki. Hosszban, keresztmetszetben, alakban és funkcióban valamennyi különbözik. *Az izmok szerkezeti és morfológiai (alaktani) tulajdonságai jelentősen befolyásolják az izmok erőfejlesztő képességét és kontrakciós sebességét.*

Bár az izomrostok hosszanti irányban fejtenek ki erőt, a rostok elrendeződése különbözhet izmonként, és azok nem mindig futnak párhuzamosan a teljes izom erőfejlesztési irányával. Ha a teljes izmot vesszük figyelembe, akkora annak eredésénél és tapadásánál található ínvégződés mutatják, hogy az egész izom valójában milyen irányba fejt ki erőt. Az izmokban található izomrostok lefutása gyakran szöveget zár be az ínnal. **Az izmok szerkezeti**

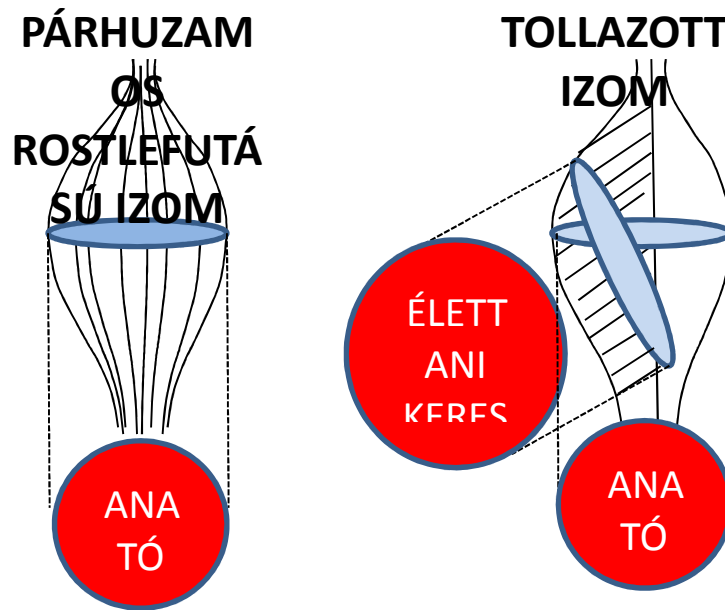
felépítettsége alatt azt értjük, hogy a rostok hogyan rendeződnek el az izom erő kifejtési tengelyéhez képest.

Az izmokat az alábbi morfometriai tulajdonságokkal jellemezhetjük:

- Izomtérfogat
- Izomkeresztmetszet
- Rostkeresztmetszet
- Teljes izom hossza
- Izomrost hossza
- Szarkomer hossza
- Tollazottság szöge

Az **izom anatómiai keresztmetszete** (*anatomical muscle cross-sectional area*) alatt az izom hosszúsági tengelyére (az eredést és tapadást összekötő egyenes) merőleges metszés által kapott legnagyobb területet értjük (2.11. ábra). Értékét általában mm^2 -ben fejezik ki. Az izom-keresztmetszeti területet csak kifinomult eszközökkel lehet meghatározni, mint például a mágneses rezonancia képalkotás (MRI), vagy a computer tomográfia (CT). Sok esetben helytelenül végtagkerületi mérésekkel (pl. comb, felkar) próbálják becsülni az izmok keresztmetszetét, de egy MRI képen azonban látható, hogy a kerületi mérések valójában magába foglalják a bőr, a bőr alatti zsírszövet, az epimysium, a csontszövet és a csontvelő területét is, tehát e becslések pontatlanok. Az MRI által készített képekből kihagyhatók ezek a passzív szövetek a számolásból. Továbbá az sem mindegy, hogy az izom teljes hosszának tekintetében melyik szegmens területét vizsgáljuk. MRI segítségével az izom teljes hosszában bizonyos távolságban (pl. 1 cm) keresztmetszeti képeket (szeletek) készíthetünk. A szeletekben megmérhetjük az izmok, izomfejek keresztmetszeti területét. Ismerve a szeletek vastagságát (pl. 1 cm) és a keresztmetszetet, kiszámolható egy szelet térfogata. Az összes szelet térfogatának összege fogja adni az izom térfogatát.

Az izom anatómiai keresztmetszetének mérésének funkcionális szempontból kevés értelme van. Inkább olyan longitudinális vizsgálatoknál van jelentősége, ahol az izom keresztmetszetét/térfogatát határozzák meg valamilyen edzésprogram előtt és után, hogy kiderítsék az edzés izomnövelő hatását (Váczi és mtsai 2014). Az öregedő, vagy a disztrofiás (örökletes betegség miatt sorvadó) izom térfogatának változása is jól nyomon követhető anatómiai keresztmetszet-mérésekkel.

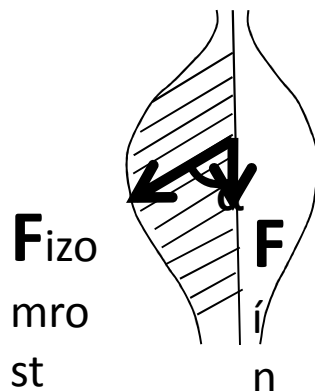


2.11. ábra. Párhuzamos rostlefutású (bal) és tollazott izom (jobb) anatómiai és élettani keresztmetszetének összehasonlítása.

A fentiekben már említettük, hogy az izomrostok erő kifejtésének iránya sokszor nem esik egy vonalba a teljes izom húzóerejének irányával, hanem azzal szöget zár be. Ezt a jelenséget az **izom tollazottságának** (pennation) nevezzük. Az ín és a hozzá tapadó izomrostok által bezárt szög alapján szerkezetileg kétféle izmot különítünk el. Az egyik az **párhuzamos rostlefutású izom** (pl. orsó, szíj, vagy pánt alakú) izom (2.11. ábra), amelyben az rostok közel párhuzamosan futnak az izom erő kifejtési tengelyével, vagyis nem zárnak be szöget. Az ínakhoz közeli rostok egyetlen ponton az ínba olvadnak bele, és oda közvetítik az erőt. A másik típus a **tollazott izom** (2.11. ábra), amelyben a rostok mindegyike az ín teljes hosszán, annak különböző pontjain tapad. A rostok szorosan egymás mellett helyezkednek el és szöget zárnak be az izom ínával. A rostok erő kifejtésének iránya nem esik egybe az ín tengelyével, ezért a rostok által kifejtett erőnek csak egy része tevődik át az ínra. Ez az érték a háromszögre alkalmazott szögfüggvény segítségével határozható meg, azaz

$$F_{\text{ín}} = F_{\text{izomrost}} \cdot \cos \theta$$

ahol $F_{\text{ín}}$ az ín által kifejtett erő, F_{izomrost} az izomrost által kifejtett erő, θ pedig a rost és az ín által bezárt szög (2.12. ábra).



2.12. ábra. Az izomrost és az ín erőkifejtési iránya a tollazott izomban.

A képletből adódóan nagyobb tollazottsági szög esetén kisebb lesz az izomrost által az ínra átvitt erő. Ha a tollazott elrendeződés miatt a különálló rostok erőkifejtési iránya kedvezőtlen, mert eltér a teljes izom erőkifejtési tengelyétől, akkor vajon milyen előnyünk származhat az ilyen izmokból? Gans és Bock (1965) vetették fel annak ötletét, hogy az izom keresztmetszetét ne az anatómiai síkokban, hanem a rostok lefutására merőlegesen mérjék. Ezzel az eljárással az **izom élettani keresztmetszetét** (physiological cross-sectional area) határozták meg (2.11. ábra). A 2.11. ábrán szemléltetett orsó alakú és tollazott izom anatómiai keresztmetszete azonos. Míg az orsó alakú izomhoz tartozó anatómiai és élettani keresztmetszet megegyezik, *a tollazott izom élettani keresztmetszete jóval nagyobb, mint az anatómiai, mert sok egyforma hosszúságú rost egymás mellett helyezkedik el.* És nagyobb élettani keresztmetszet nagyobb erőkifejtést eredményez, tehát *a tollazott izmok nagy ellenállás leküzdésére alkalmasak, annak ellenére, hogy a különálló rostok erőkifejtési iránya nem egyezik meg az ín tengelyével.* A tollazottság főleg az **antigravitációs izmokra** (pl.: m. vastus medialis, m. gluteus maximus, m. gastrocnemius) jellemző, melyek teherbírásra alkalmasak, a testtartásért és helyzetváltoztatásért felelősek. Ezek általában az extensor izmok.

Vannak olyan izmok, amelyben a különálló rostok nem azonos szöget zárnak be az ínnaal, vagyis a tollazottság szöge az ín mentén változik (pl. m. deltoideus). Az ilyen izmokat **többszörösen tollazott izomnak** nevezzük. A tollazott izmok további érdekessége, hogy *rövidülés és nyúlás közben változtatják a rostok a tollazottság szögét*, nevezetesen rövidülés közben a szög nő, nyúlás közben pedig csökken. Ennek abban van jelentősége, hogy különböző izomhossznál más és más erőkifejtésre képes az izom, és létezik egy optimális izomhossza, amelynél a legnagyobb erőkifejtésre képes. Végül azt is fontos megjegyeznünk, hogy *a tollazott izomban a rostok egységnyi rövidülése nagyobb elmozdulást eredményez az*

ínban. Ennek pedig abban van jelentősége, hogy az egyébként is rövid rostokat tartalmazó tollazott izmok ne veszítsenek jelentősen rövidülési sebességükből. Ennek részletes magyarázatával az alábbiakban foglalkozunk.

Vajon milyen funkcióval rendelkeznek a párhuzamos rostlefutású izmok? Mint ahogyan korábban említettük, ezekben az izmokban a rostok teljesen, vagy megközelítőleg párhuzamosan futnak a közös ínna, vagyis a rostok erejük közel 100%-át adják át az ínna. Míg a legnagyobb tollazottsági szögge rendelkező izmok például a m. soleus (25°), a m. biceps femoris rövid feje (23°), vagy a m. gastrocnemius mediális feje (16°), a legkisebb szög például a m. sartoriusban (0°), a m. biceps femoris hosszú fejében (0°), vagy a m. semitendinosusban (5°) figyelhető meg (Wickiewicz és mtsai 1983). *Az párhuzamos rostlefutású izmok, melyek általában a flexor izmok, a tollazotthoz képest hosszabbak is, és hosszabb izomrostokat is tartalmaznak. A hosszabb izomrostokban több szarkomer kapcsolódik sorban egymáshoz, ami nagyobb rövidülési sebességet jelent.* Képzeljük el, hogy ha minden szarkomerben egyszerre közelednek egymáshoz a Z vonalak, akkor a teljes izom rövidülési sebessége attól függ, hogy hány szarkomer van sorba kapcsolva. A párhuzamos rostlefutású izmok közül a m. sartorius a leghosszabb, akár 50 cm hosszúságú is lehet, és akár 45 cm hosszú izomrostot is tartalmazhat. Ezzel szemben a m. vastus medialis 33 cm hosszú, és csupán 7 cm-es rostokból áll (Wickiewicz és mtsai 1983). Világos, hogy a párhuzamos rostlefutású izmok előnye a magas rövidülési sebesség, melynek a testet védő reflexmechanizmusában van jelentősége. Ha valaki például véletlenül belelép egy rajzszögbe, a fájdalomérző receptorokon keresztül egy reflexszerű izomösszehúzóds következik be az alsó végtag flexor izmaiban (pl.: m. tibialis anterior, m. iliopsoas, m. biceps femoris), melyek hirtelen felrántják a végtagot a sérülés minimalizálása érdekében.

Az emberi vázizmok szerkezetének változatossága lenyűgöző. Hosszban és tollazottság szögében valamennyi különbözik, ezért vagyunk képesek oly sokféle feladat elvégzésére és az erő kifejtés pontos szabályozására. Látható, hogy a normális életvitelben a tollazott és a párhuzamos rostlefutású izom eltérő funkcióval bír, attól függően, hogy teherbírára, vagy esetleg a testet védő reflexkontrakcióra van-e szükség. Felmerül a kérdés, hogy sportmozgásoknál milyen szerepet töltenek be ezek az izmok. A vázizmok szerkezetének ismerete mindenképpen fontos azoknak a szakembereknek, akik az emberi izomerő fokozásával foglalkoznak. Ismerniük kell azt a tényt, hogy a vékonyabb, gyorsabb izmok pl. kevésbé reagálnak a keresztmetszet-növelő edzésekre, mivel kevés rostot tartalmaznak. Ugyanakkor erősítésükkel jelentősen növelhető a mozgás gyorsasága (pl.

sprintfutás). A tollazott izmok kedvezőbben reagálnak a keresztmetszet-növelő edzésekre, viszont érdekes jelenség, hogy ha a rostok keresztmetszete nő, akkor azok egymás férőhelyét akarják elfoglalni, és így megnő a tollazottság szöge. Bár a nagyobb tollazottsági szög csökkenti az ínra közvetített erőt, a keresztmetszet-nökedés mégis erőgyarapodáshoz vezet ezekben az izmokban.

ÖSSZEFOGLALÁS

- A vázizmok aktív kontraktilis és passzív kötőszöveti részekből állnak.
- A vázizom funkcionális egysége a szarkomer, amelyben a vastag (miozin) és vékony (aktin) filamentumok egymással párhuzamos elcsúszása okozza az izom rövidülését és nyúlását. Ezt csúszófilamentum mechanizmusnak nevezzük.
- Kontrakció során a szarkomer szerkezeti fehérjéi tartják meg a miofilamentumok és a miofibrillumok egységét, integritását.
- A soros elasztikus elemek szerepe az erőt közvetítésében van kontrakciós során.
- A párhuzamos elasztikus elemek az izom nagymértékű passzív nyújtásakor tanúsítanak ellenállást, és a nyújtás befejezésével az izmot visszarendezi az eredeti hosszára.
- Az élettani keresztmetszet arányos az izom erő kifejtő képességével, és a rostokra merőlegesen állapítjuk meg.
- A tollazott izom nagy teherbírásra alkalmas, mert nagy az élettani keresztmetszete.
- Az orsó alakú izom nagy sebességű összehúzódásra alkalmas, mert hosszú rostokat tartalmaz.
- Hosszabb izomrost gyorsabban rövidül, mert több szarkomer kapcsolódik egymás után sorba.

Irodalomjegyzék

Edmonson DG, Olson EN (1989) A gene with homology to the myc similarity region of myoD is expressed during myogenesis and is sufficient to activate the muscle differentiation program. *Genes Development*, 3, 628-640.

Buller AJ, Eccles JC, Eccles RM (1960) Interactions between motoneurons and muscles in respect to the characteristic speed of their responses. *Journal of Physiology (London)*, 150, 417-439.

Erickson HP (1997) Stretching single protein molecules: Titin is a weird spring. *Science*, 276, 1090-1092.

- Hill AV (1938) "The heat of shortening and dynamics constants of muscles". Proc. R. Soc. Lond. B (London: Royal Society) 126, 136–195.
- Huxley AF, Niedergerke R (1954) Structural changes in muscle during contraction. Interference microscopy of living muscle fibers. *Nature*, 173, 971-973.
- Huxley HE, Hanson J (1954) Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch, and their structural interpretation. *Nature*, 173, 973-976.
- Huxley HE, Stewart A, Sosa H, Irving T (1994) X-ray diffraction measurements of the extensibility of actin and myosin filaments in contracting muscle. *Biophysical Journal*, 67, 2411-2421.
- Keller TCS (1997) Molecular bungees. *Nature*, 387, 233-235.
- Monaco AP, Neve RL, Colletti-Feener C, Bertelson CJ, Kurnit DM, Kunkel LM (1986) "Isolation of candidate cDNAs for portions of the Duchenne muscular dystrophy gene". *Nature*, 323, 646–650.
- Ounjian M, Roy RR, Elder E, Garfunkel A, Payne JR, Armstrong A, Toga AW, Edgerton VR (1991) Physiological and developmental implications of motor unit anatomy. *Journal of Neurobiology*, 22, 547-559.
- Poo MM (1982) Rapid lateral diffusion of functional Ach receptors in embryonic muscle cell membrane. *Nature*, 295, 333-334.
- Rayment I, Holden HM, Whittaker M, Yohn CB, Lorenz M, Holmes KC, Milligan RA (1993) Structure of the actin-myosin complex and its implications for muscle contraction. *Science*, 261, 58-65.
- Scales JB, Olson EN, Perry M (1990) Two distinct *Xenopus* genes with homology to MyoD1 are expressed before somite formation in early embryogenesis. *Molecular and Cellular Biology*, 10, 1516-1524.
- Schwaiger I, Sattler C, Hostetter DR, Rief M (2002) The myosin coiled-coil is a truly elastic protein structure. *Nature Materials*, 1, 232-235.
- Thompson WJ, Sutton LA, Riley DA (1984) Fibre type composition of single motor units during synapse elimination in neonatal rat soleus muscle. *Nature*, 309, 709-711.
- Vaczi M, Nagy SA, Koszegi T, Ambrus M, Bogner P, Perlaki G, Orsi G, Toth K, Hortobagyi T (2014) Mechanical, hormonal, and hypertrophic adaptations to 10 weeks of eccentric and stretch-shortening cycle exercise training in old males. *Experimental Gerontology*, 58, 69-77.
- Wickiewicz TL, Roy RR, Powell PL, Edgerton VR (1983) Muscle architecture of the human lower limb. *Clin Orthop Rel Res*, 179, 275-283.

3. A VÁZIZOM MŰKÖDÉSÉNEK ÉLETTANA

A fentiekben részletesen olvashattunk a harántcsíkolt izom szerkezetéről, és a teljes izom alakjától kiindulva a molekuláris szerkezetig tanulmányozva világossá vált, hogy az izom erő kifejtésért felelős szövet. A következőkben betekintést nyerhetünk abba a lenyűgöző molekuláris mechanizmusba, amely során az izomrostok a tápanyagokból származó kémiai energia felhasználásával mechanikai munkát képesek végezni.

3.1 Az ingerlés – kontrakció folyamata

Az ingerlés – kontrakció folyamat (excitation – contraction coupling) alatt azt a mechanizmust értjük, amely során a központi idegrendszerből érkező elektromos impulzus (ingerület) hatására bekövetkezik az izomkontrakció. Ez a folyamat több fázisra osztható, melyeket az alábbiakban ismertetünk.

3.1.1. Az ingerület érkezése a motoneuronon

Ahogy már korábban említettük, az izmok működéséhez idegrendszeri vezérlésre van szükség. Fiziológias körülmények között valamennyi izomrostot beidegez egy mozgató idegsejt (motoneuron), és ennek az idegsejtnek a nyúlványán (axon) érkező akciós potenciál fogja elindítani az izomkontrakciót. A felső motoneuronok az agykéregben, az alsó motoneuronok pedig a nyúlvelőben és a gerincvelőben találhatók. A felsők a motoros kéregből továbbítják az információt az izmokhoz az alsó motoros idegeken keresztül. Az *akciós potenciálok* (action potentials) olyan elektromos impulzusok, melyek nagyon nagy sebességgel haladnak az axonokon. *Az axonon a sejtmembrán két oldalán található ionok (töltéssel rendelkező részecskék) hirtelen átáramlása megváltoztatja a membránfeszültség polaritását (depolarizáció), és ez hullámszerűen terjed végig.*

Maga a kontrakció elindítása történhet akaratlagosan, vagy reflexmechanizmus által. Akaratlagos kontrakció esetén az elektromos ingerület az agykéregből indul ki és több idegsejten keresztül (átkapcsolások mentén) jut el a célzott izomrostokig. Reflex által kiváltott kontrakciós esetben az ingerület kiindulópontja a gerincvelő, és innen az ingerület átkapcsolás nélkül jut el a célrostokig. Fiziológias körülmények között beidegzés nélkül az izmok nem működtethetők, azok csak külső elektrostimuláció segítségével ingerelhetők. Az

izom bénulása általában akkor következik be, ha az idegi összeköttetés megszűnik a központi idegrendszerrel. Amennyiben ez az állapot hosszú ideig fennmarad a denervált izom inaktivitás miatt sorvadásnak indul.

3.1.2. Az ingerület áterjedése az izomrost membránjára

Amikor az elektromos impulzus eléri az izomrost felszínét, a neuromuszkuláris szinapszison (neuromuscular junction) keresztül áttevődik a rost membránjára, a szarkolemmára. A neuromuszkuláris szinapszist az axonvég membránja, az izomsejt membránja, valamint a kettő közötti szinaptikus rés alkotja. Az izomsejthez tartozó membránterületet, amelyhez az axon kapcsolódik motoros véglemeznek (motor endplate) nevezzük. Az axon az izomrosthöz érve szerteágazik, úgynevezett terminális ágacskákat létrehozva. Ezekben a részben találhatók a szinaptikus hólyagocskák (synaptic vescicles), melyek acetil-kolin neurotranszmittert (ingerületátvivő anyag) tartalmaznak. Az elektromos impulzus érkezésekor a hólyagocskák kiszabadulnak az axonból és a szinaptikus résbe (synaptic cleft) áramlanak. Ez a folyamat megnyitja a motoros véglemez Na^+ csatornáit, ami az izommembránon elindítja a tovaterjedő akciós potenciált. Fiziológiás esetben egy motoros ideg akciós potenciál egy izomrost akciós potenciált vált ki, de különböző kóros állapotoknál ez megváltozhat.

3.1.3. Az ingerület bejutása az izomrost belsejébe

Az izomrost membránján immáron végighaladó ingerület valamilyen módon be kell, hogy jusson a rost belsejébe. Erre szolgálnak a T-tubulusok, amelyek a membrán izomrostra merőleges, szabályosan ismétlődő betüremkedései (Peachey 1965). A T-tubulusok a szarkomerek A és I csíkjának találkozásánál türemkednek be, így minden szarkomerhez két T-tubulus tartozik. A T-tubulusok nemcsak betüremkednek, hanem körbe is veszik az egyes myofibrillumokat, biztosítva azt, hogy az ingerület valamennyi kontraktilis fehérjéhez eljusson. Így tulajdonképpen az egész izomrostot behálózzák.

3.1.4. A Ca^{+} kiáramlása a szarkoplazmatikus retikulumból

A T-tubulusokon végighaladó akciós potenciál a T-tubulusok közvetlen szomszédságában elhelyezkedő szarkoplazmatikus retikulumból Ca^{+} kiáramlást kezdeményez, amely a kontrakció elindító kulcsa. A Ca^{+} ion kontrakcióban betöltött szerepét már több, mint száz éve felismerték a kutatók (Ringer 1883, Mines 1913). De mégis hogyan tevődik át az ingerület a T-tubulusokból a szarkoplazmatikus retikulumokra? A T-

tubulosokban található az úgynevezett dihidropiridin (DHPR) receptorok, melyek érzékenyek a feszültségváltozásra. Ezekben a receptorokban az akciós potenciál érkezésekor konformációváltozás (szerkezeti és alaki változás a molekulákban) következik be. Ezt a konformációváltozást érzékelik a közvetlen szomszédságban lévő szarkoplazmatikus retikulumok rianodin receptorai, melyek Ca^+ csatornáit ekkor megnyílnak, kiáramoltatva a Ca^+ ionokat az izomrost plazmájába (szarkoplazma). A Ca^+ ionok kiáramlása passzív, tehát energia igény nélküli folyamat.

3.1.5. Az aktomiozin kötés kialakulása

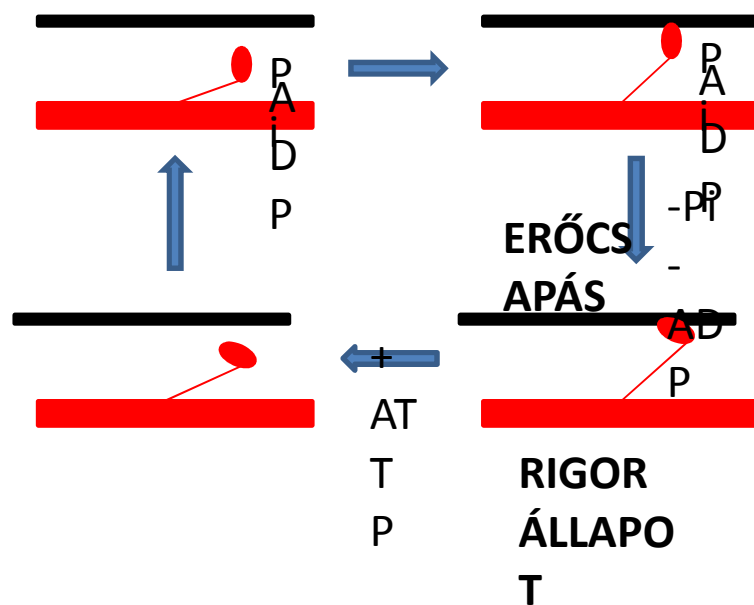
A szarkoplazmatikus retikulumból szabadon kiáramló Ca^+ ionok immáron könnyedén elérik a kontraktilis fehérjéket. Amikor az izom nyugalomban van, vagyis amikor a plazma Ca^+ koncentrációja alacsony, a tropomiozin fehérje az aktin teljes hosszában elfoglalja annak miozinkötő helyeit, tehát nem jöhet létre kereszthíd (az előző fejezetben már tárgyaltuk, hogy a tropomiozin az aktinon végighúzódnak, kontrakciót szabályozó fehérje). *A Ca^+ kiáramlásakor azonban a Ca^+ a tropomiozinon lévő troponin C-hez kötődik, melynek hatására a tropomiozin elfordul olyannyira, hogy az aktinon található miozinkötő helyek felszabadulnak.* Ebben a pillanatban a miozin feje az aktinhoz kötődik létrehozva a **kereszthidat** és a kontrakciót. Mindaddig, amíg Ca^+ jelen van, ez a folyamat végbemegy. Amennyiben nem érkeznek akciós potenciálok, a Ca^+ visszakerül a szarkoplazmatikus retikulumba. Ez a folyamat aktív, tehát ATP-t igénylő transzport folyamat, és a SERCA (szarkoplazmatikus/endoplazmatikus retikulum Ca-ATP-áz) nevű pumpa működteti.

3.1.6. A kereszthíd ciklus

Eljutottunk tehát a kereszthíd kialakulásáig, vagyis hogy egy elektromos jel hatására létrejöjjön az aktomiozin kötés. Az izomműködés talán egyik legérdekesebb folyamata az, hogy mégis hogyan jön létre mechanikai munkavégzés? A csúszófilamentum mechanizmusnál már említettük, hogy a mechanikai munka az aktin és miozin filamentumok egymással ellentétes irányba történő elcsúszása révén jön létre, mely elcsúszást a kereszthidakban kialakuló konformációváltozás (molekuláris szerkezetváltozás) hozza létre. Ennek folyamatát számos kutató tanulmányozta, és több elmélet is született. A csúszófilamentum mechanizmus felfedezését követően A. F. Huxley (1974) később arra is rájött, hogy az aktin és miozin fehérjék folyamatos elcsúszását a kereszthidak ciklikus létrejötte és felbomlása hozza létre. Lymn és Taylor (1971) szerint az aktin és miozin közötti kötés lehet „erős” és „gyenge”. A. F. Huxley és Simmons (1971) pedig igazolták, hogy maga

az elcsúszás a miozin fej elfordulásának tulajdonítható. Ezeket az elméleteket Stein és mtsai (1979) elméleteivel kiegészítve a kereszthíd ciklus az alábbiak szerint modellezhető (3.1. ábra):

1. Az aktin-miozin közötti erős kötést (strong binding state) „rigor” (merev) állapotnak nevezzük, és a ciklus elemzését általában ettől a ponttól szokták kezdeni (3.1. ábra). A miozin feje ilyenkor 45° -os szöget zár be a miozin rúdjaival. A vázizom szerkezetének bemutatásakor már értelmeztük az erős kötést: erős aktin-miozin kötés akkor létesül, amikor a miozin fej legnagyobb molekulasúlyú (aktinkötő) szegmensének hasadéka teljesen zárva van.
2. Az ATP belép a miozinfej hasadékába, de nem teljesen, mert az adenin rész kívül marad. Ez azonban már elegendő ahhoz, hogy a miozinfej két szegmense kissé eltávolodjon egymástól, meggyengítve az aktinnal való kötést (weak binding state) (3.1. ábra).
3. Az ATP-t teljesen egészében bejut a miozinfej hasadékába. Ekkor a miozinfej leválik az aktintról és a rúd és a fej közötti szög 45° -ról 90° -ra változik, ami kb. 5 nm elmozdulást jelent az aktin mentén: a miozinfej az aktin egy új kötőhelyével néz szembe (3.1. ábra). Az ATP ez alatt már ADP-re és szervetlen foszfátra (P_i) bomlott szét az ATP-áz enzim segítségével.
4. A szervetlen foszfát leválik az ATP-áz enzimről és így a miozinfej ismét kapcsolódhat az aktinhoz. Létrejön az erőcsapás (power stroke), vagyis a miozinfej és a rúd közötti szög ismét 45° -os lesz (3.1. ábra). Az erőcsapás alatt leválik az ADP is.



3.1. ábra. A kereszthíd ciklus folyamata (négyfázisos modell).

Egy kereszthíd ciklusban létrejött erőcsapás elmozdulása kb. 5 nm, erő kifejtése pedig kb. 5-10 pN (lásd az összefoglalót: Cook 1997).

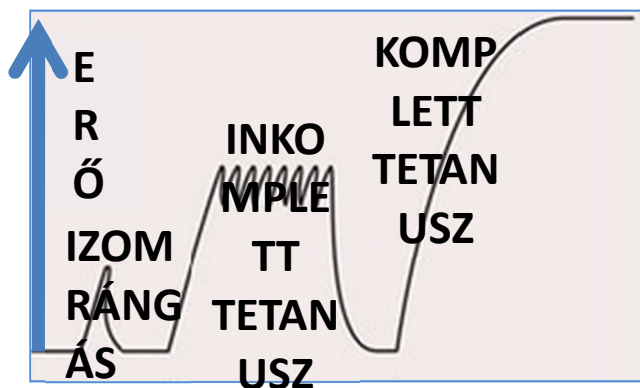
3.1.7. A Ca^{+} visszaáramlása a szarkoplazmatikus retikulumba

A kontrakció mindaddig végbemegy, amíg Ca^{+} van jelen. Az elektromos impulzusok megszűnésekor a Ca^{+} visszakerül a szarkoplazmatikus retikulumba (Ca^{+} pumpa), mely aktív, tehát ATP függő transzporttal valósul meg. A gyors izomrostokban, a Ca^{+} pumpa rendkívül hatékony, ami gyors relaxációt jelent.

3.2. Izomrángás, tetanusz, elektromechanikai késés

A fentiekben szemléltettük, hogy egyetlen akciós potenciál érkezésekor az izomban hogyan jön létre a kereszthíd ciklus (kontrakció) és hogyan szűnik az meg (relaxáció). Egyetlen idegi impulzus nem elegendő tartós izom-összehúzódáshoz és terhek megemeléséhez. Ha az izomhoz egyetlen impulzus érkezne, csupán egy izomrángást tapasztalnánk (3.2. ábra). ***Izomrángás (muscle twitch) alatt egy idegi impulzus által létrehozott izomerő-kifejtést értjük.*** Akaratlagos kontrakcióknál egyetlen impulzus és az arra bekövetkező izomrángás kiváltása lehetetlen, azt csak külső elektrostimulációs berendezéssel tudjuk létrehozni. A fentiekben említettük, hogy egy idegi impulzus hatására bekövetkező kontrakció és relaxáció tehát ~100ms-ig tart. Mi történik azonban, ha ezen az időintervallumon belül, vagyis a teljes relaxáció előtt egy következő impulzus is érkezik a myofibrillumokhoz? A két impulzus felerősíti egymást, vagyis az izom nagyobb erőt fog kifejteni. Ennek okát az izom mechanikai működésében kell keresnünk: *Az első impulzus érkezése következtében a kereszthidakban létrejön az erőcsapás és a szarkomerekkel sorba kapcsolt elasztikus fehérjék megnyúlnak.* Az erőcsapás révén bár az aktin és miozin molekulák elmozdulnak egymás mentén, a Z vonalak igazából csak minimálisan közelednek egymáshoz a soros elasztikus elemek megnyúlása miatt. Még a relaxáció előtt érkező második impulzus azonban már valós rövidülést okoz a szarkomerekben, növelve az erő kifejtés mértékét. *Még a relaxációs időn belül érkező, két egymás után következő impulzus együttes hatását szummációnak (temporal summation) nevezzük.* Relaxációs időn belül érkező több egymás utáni impulzus még tovább növeli az izom erő kifejtését. Ha a sorozatimpulzusok érkezése alacsony frekvenciájú (pl. 10Hz), akkor az erő kifejtés görbén még láthatók az egyéni izomrángásból származó tüskék (3.2. ábra). Ezt **inkomplett tetanuszos összehúzódnak**

(unfused tetanic contraction) nevezzük. Ha azonban az impulzusok 100Hz-nél sűrűbben érkeznek, akkor olyan nagymértékű lesz a kalcium kiáramlás, hogy a szarkomerekben nem jön létre relaxáció és **komplett tetanuszos összehúzódás** következik (fused tetanic contraction) be (3.2. ábra). Ilyenkor az erő kifejtés folyamatos lesz.



3.2. ábra. Az izom erő kifejtése egy (izomrángás), több alacsonyfrekvenciájú (inkomplett tetanusz) és több magas frekvenciájú (komplett tetanusz) impulzus érkezésekor.

Az erő kifejtés mértéke az elektromos impulzusok frekvenciájától függ, melyet kisülési, vagy tüzelési frekvenciának (firing rate) is nevezünk. A sorozatimpulzusok minél nagyobb frekvenciával érkeznek, annál nagyobb erőt fejt ki az izom, hiszen minél több kalcium áramlik ki a szarkomerekben annál több kereszthíd létesül. A tetanuszos izomkontrakciónak nagy jelentősége van a mozgás szabályozásában. A központi idegrendszer az impulzusok frekvenciájának variálásával az erő kifejtés mértékének változtatását teszi lehetővé. Ezt **frekvenciakódolásnak** nevezzük (rate coding). A célfeladattól függően erősebb vagy gyengébb erő kifejtésre van szükségünk, melyet a frekvencia növelésével vagy csökkentésével szabályozunk. Amennyiben a célfeladat elvégzésekor túl nagy vagy túl kicsi erőt fejtenek ki az izmok, a végrehajtás pontatlan, vagy nem gazdaságos. A finom és durva mozgásokat tartalmazó sportágaknál ennek kiemelkedő jelentősége van. Asztaliteniszből például teljes erejű leütéseket és finomabb nyeséseket is végre kell hajtani, mindezt a meglehetősen kis tömegű labdával és az asztalra pontosan helyezve. Az erő kifejtés ilyen magas szintű szabályozása tanulással, gyakorlással sajátítható el.

A fentiekben látható, hogy magát az ingerlést és kontrakciót alkotó biokémiai és mechanikai folyamatok időigényesek. Azt az időintervallumot, amely a motoneuronokból származó idegi impulzus elindulásakor kezdődik és az izom által az adott ízületben létrehozott

mozgás megkezdéséig tart, **elektromechanikai késésnek** nevezzük (*electromechanical delay*) (Cavanagh és Komi, 1979). Az elektromechanikai késés függ:

- a sorbakapcsolt elasztikus elemek rugalmasságától (stiffness).
- az izom térfogatától
- az izom maximális erő kifejtő képességétől
- az izmot alkotó gyors és lassú rostok arányától
- az ingerületvezetés sebességétől.

Az elektromechanikai késés jelentősen nőhet fáradás következtében, hiszen ilyenkor mind a központi idegrendszerben, mind pedig az izomban biokémiai változások következnek be, amelyek miatt például lecsökken az ingerületvezetés és ingerület átvitel sebessége, vagy akár csökken a Ca pumpa hatékonysága. Mikrosérülések esetén is nőhet az elektromechanikai késés időtartama, hiszen egyes szarkomerek sérülnek és ideiglenesen kikapcsolnak, nem vesznek részt az erő kifejtésben. Az elektromechanikai késés jelentősen befolyásolja a reflexidőt.

3.3. Kontrakció típusok

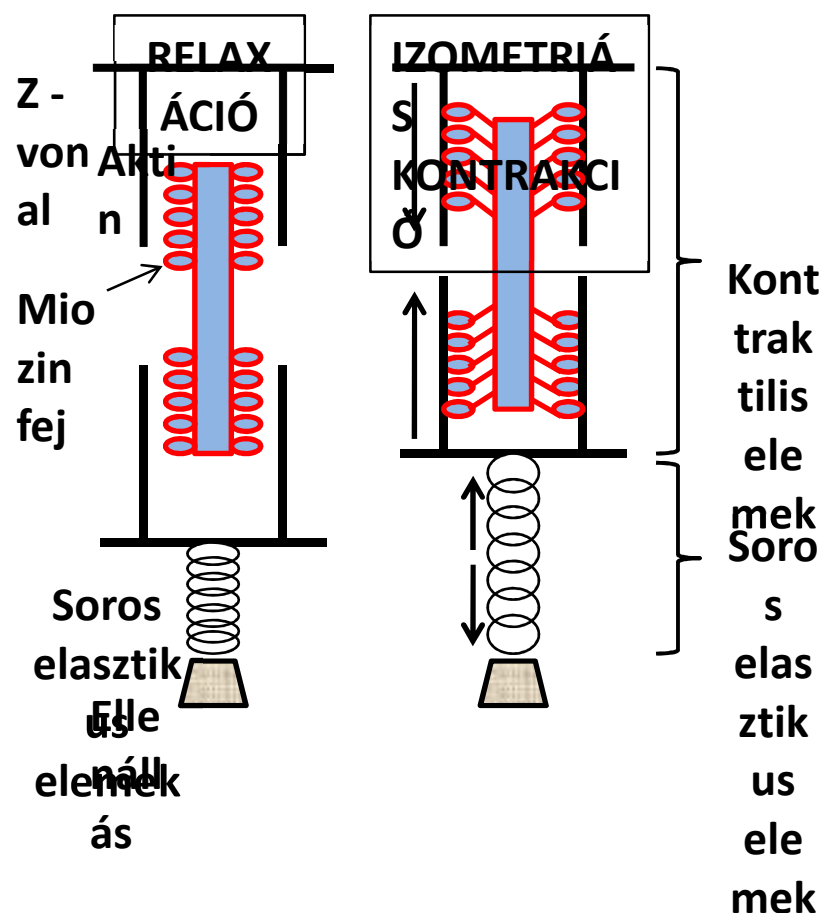
Az emberi mozgásoknak számtalan variációi léteznek, melyek alatt a vázizom különböző módon képes erőt kifejteni, ezért különböző kontrakciótípusokat különítünk el. A kontrakciókat többféleképpen osztályozzák, például a szerint, hogy az izom milyen hosszváltozáson megy keresztül, miközben erőt fejt ki, vagy hogy mekkora gyorsulással és feszüléssel rendelkezik kontrakció alatt. Az egyes kontrakciótípusok definiálásához elsősorban Klavara (2007) művét használtuk fel.

3.3.1. Kontrakció típusok az izom hosszváltozásának tekintetében

Ha egy izom aktív, akkor annak hosszváltozását a külső ellenállás nagysága határozza meg. *Amennyiben a külső ellenállás nagysága megegyezik az izom által kifejtett erővel, akkor **izometriás**, vagy statikus kontrakcióról (isometric contraction) beszélünk* (a görög eredetű szó jelentése szerint izo = azonos, meter = hosszúság). *Ilyenkor az izom úgy fejt ki erőt, hogy annak hossza, vagyis az eredése és tapadása közötti távolság nem változik.* Ebben az esetben a csontok nem mozdulnak el egymáshoz képest, nem jön létre mozgás. Izometriás kontrakciók elsősorban a testtartásnál jelentkeznek pl. állás, vagy ülés közben. Izometriás erő kifejtést végzünk akkor is például, ha egy kéziszúlyzót oldalsó középtartásban mozdulatlanul megtartunk. A sportmozgások közül elsősorban a torna statikus elemeinél (pl.

mérlegállás, kézállás, ülőtámasz, függések) fejtenek ki az izmok erőt izometriás módon. Kötöttfogású birkózók mérkőzése során nagyon sok olyan szituáció van, amikor a versenyzők nem mozdulnak, ám a hosszú ideig tartó statikus erő kifejtése során rengeteg energiát elhasználnak.

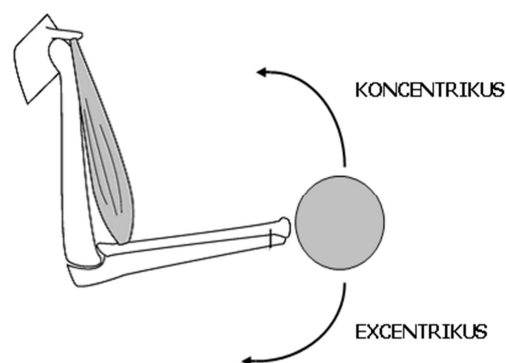
Fontos megértenünk, hogy egy adott ellenállás ellenében kifejtett izometriás erő kifejtés közben a kontraktilis elemek, vagyis az aktív izomrészek valójában rövidülnek: aktin és miozin filamentumok elcsúsznak egymáson. A kontraktilis elemek által létrejött rövidülés mellett azonban az izom sorbakapcsolt elasztikus elemei megnyúlnak. Így a teher/ellenállás, melyre erőhatást gyakorolunk, nem mozdul el (3.3. ábra).



3.3. ábra. Kontraktilis és elasztikus izomrészek modellezése *izometriás kontrakció* közben. Az ábra bal oldalán található izom inaktív, aktin és miozin kereszthíd kapcsolat nem létesül. A jobb oldali izomnál az aktin és miozin filamentumok elcsúszása a kontraktilis apparátusban rövidülést okoz, de a soros elasztikus elemek megnyúlása miatt az ellenállást nem győzi le az izom (*izometriás kontrakció*).

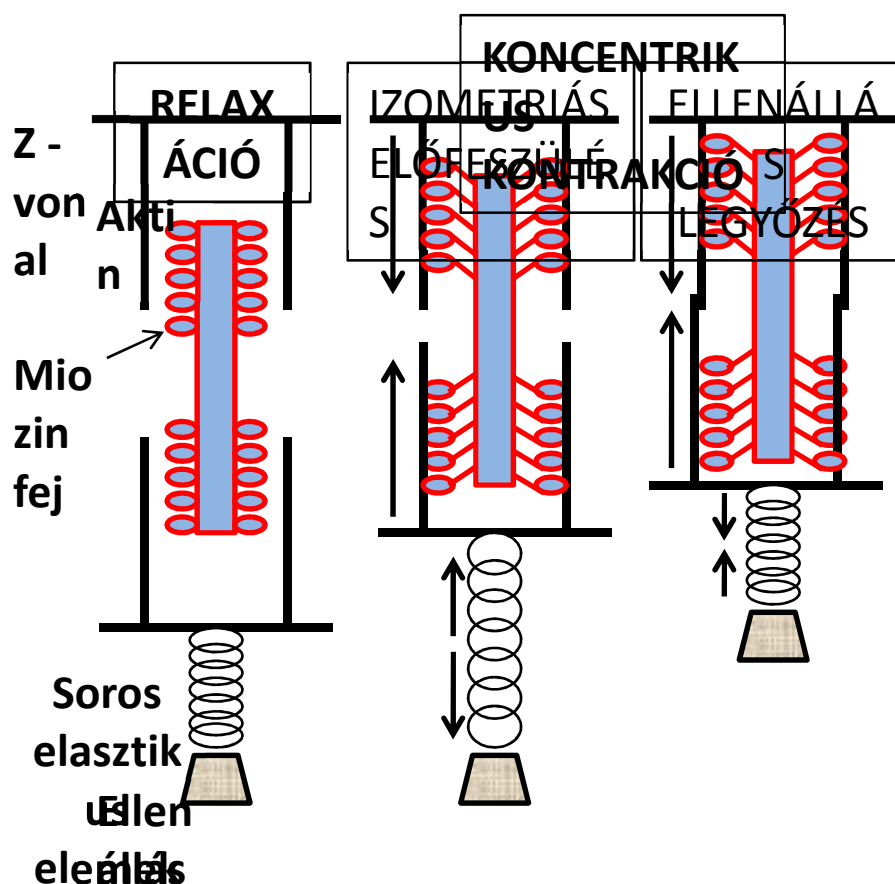
Amikor az aktív izom változtatja hosszát, **anizometriás**, vagy **dinamikus kontrakcióról** (*dynamic contraction*) beszélünk. Dinamikusan az izom kétféle módon fejthet ki erőt:

koncentrikusan és excentrikusan. **Koncentrikus kontrakció** (*concentric contraction*) akkor következik be, ha az erő kifejtés közben az izom rövidül, vagyis az eredése és a tapadása közötti távolság csökken. Ilyenkor az izom által kifejtett erő nagyobb a legyőzendő tehernél. Az izom eredésénél és tapadásánál fogva elforgatja az ízesülő csontokat az ízületi tengely(ek) körül, „legyőző” mozgás megy végbe. Súlyok megemelése (pl. kinyomása mellől fej fölé) vagy saját test megemelése (pl. guggolásból felállás, fekvőtámaszban a karnyújtás fázisa) közben az izmok koncentrikus erőt fejtenek ki. A 3.4 ábrán a könyökízületet áthidaló kétfejű karizom koncentrikus kontrakció alatt a felkart és alkart közelíti egymáshoz, így a könyökízület szöge csökken, a kéz bentartott súlyt a könyökhajlító izom elmozdítja.



3.4. ábra. A kétfejű karizom rövidülése, vagyis eredési és tapadási pontjának közeledése (koncentrikus kontrakció) a súly megemelését eredményezi. Az izom nyúlása, vagyis eredési és tapadási pontjának távolodása (excentrikus kontrakció) pedig a súly leengedését eredményezi. A súly lassú, kontrolált leengedését az teszi lehetővé, hogy az izom ebben a fázisban is aktivált állapotban van, így a súly nem csupán a gravitációból származó erő hatására mozog.

A koncentrikus kontrakciót szemléltető izommodellt a 3.5. ábra mutatja be. Koncentrikus kontrakció elindításakor valójában az izom kontraktilis elemeiben rövidülés következik be, de az inak nyúlásával az ellenállás még nem mozdul el. Ez a pillanat egy izometriás előfeszülést jelent, hasonlóan az izometriás kontrakció izommodelljéhez. Mivel azonban az ellenállás kisebb, mint az izom ereje, ezért a kontraktilis elemekben bekövetkező további rövidülés miatt a teher legyőzésre kerül.

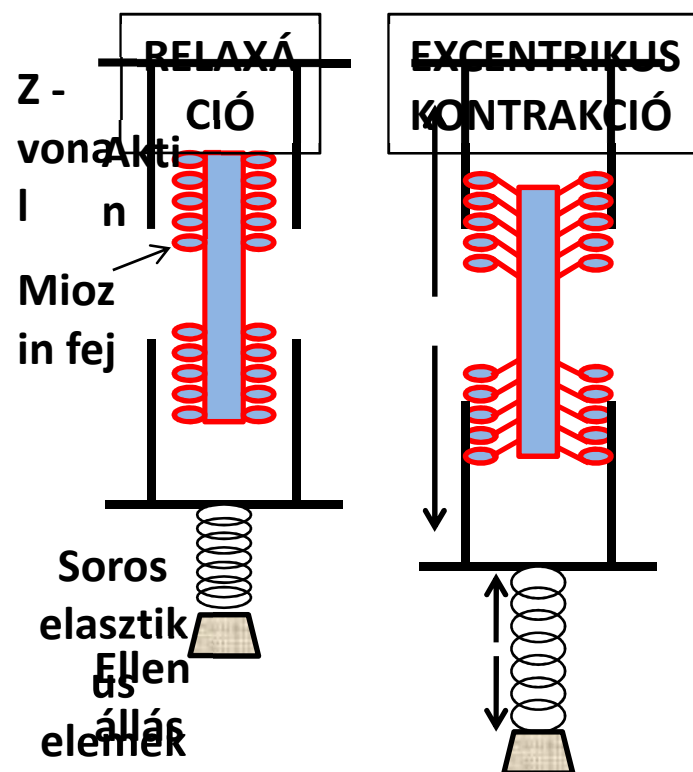


3.5. ábra. Kontraktilis és elasztikus izomrészek modellezése *koncentrikus kontrakció* közben. Az ábra bal oldalán található izom inaktív, aktin és miozin kereszthíd kapcsolat nem létesül. Az ábra középső részén az aktin és miozin filamentumok elcsúszása a kontraktilis apparátusban rövidülést okoz, de a soros elasztikus elemek megnyúlása miatt az ellenállást nem győzi le az izom (átmeneti izometriás előfeszülés). Az ábra jobb oldalán a kontraktilis apparátus további rövidülése az ellenállás legyőzését teszi lehetővé.

Excentrikus kontrakcióról (*eccentric contraction*) akkor beszélünk, amikor az izom *erőkifejtés* közben *nyúlik*, vagyis az *eredése* és a *tapadása* közötti távolság *nő*. Ekkor az izom által kifejtett erő kisebb, mint a legyőzendő teher, úgynevezett „fékező” mozgás következik be. Az excentrikus erőkifejtéssel végezzük a terhek leengedését, vagy pl. saját testünk súlypontjának süllyesztését. A 3.4. ábrán a könyökízületet áthidaló kétféjű karizom excentrikus kontrakciója a felkar és az alkar csontjainak távolodásával jár. A könyökízület szöge ekkor nő, a terhet leengedjük. Felhívjuk a figyelmet, hogy excentrikus kontrakció alatt az izom mindvégig aktív, elektromos impulzusok érik. Ez a terhek kontrollált leengedését teszi lehetővé. Amennyiben a terhet hirtelen leengedjük, „ledobjuk”, az izom teljesen ellazított (inaktív) állapotban van. Olyan helyzet is előfordul, hogy a teher súlya jóval nagyobb, mint amekkora súlyt az izomerő kifejtésével meg tudnánk tartani. Ebben az esetben

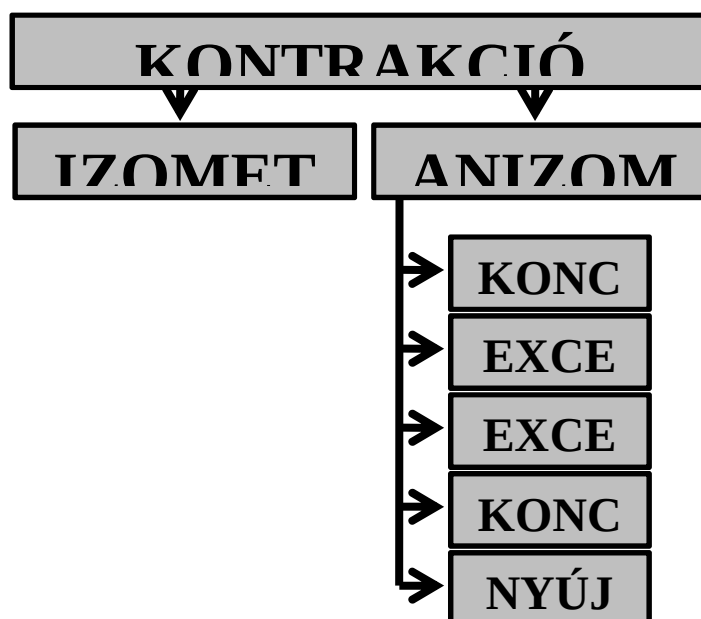
maximális erő kifejtés mellett is csak leengedni vagyunk képesek a terhet, szintén excentrikus kontrakcióról beszélünk.

Az excentrikus kontrakció alatt mind a kontraktilis mind pedig a soros elasztikus izomelemek megnyúlnak (3.6. ábra). *Kereszthidak ennek ellenére létesülnek, azonban azok nagy része a túl nagy feszülés miatt bomlik szét, és nem megy át a normál ATP függő szétkapcsolódáson.* A tudományban egyetértés van azzal kapcsolatban, hogy a szokatlan edzés következtében kialakuló mikrosérülések és az azt követő izomfájdalom ennek a folyamatnak köszönhető. Erről azonban egy későbbi fejezetben írunk részletesebben.



3.6. ábra. Kontraktilis és elasztikus izomrészek modellezése *excentrikus* kontrakció közben. Az ábra bal oldalán található izom inaktív, aktin és miozin kereszthíd kapcsolat nem létesül. A jobb oldali izommodellben bár kereszthidak létesülnek, az aktin és miozin filamentumok eltávolodnak egymástól, ami a kontraktilis apparátusban nyúlást okoz. Az ellenállás kontrollált elengedése következik be.

Korábban már említettük, hogy maga a latin eredetű kontrakció szó összehúzódást jelent, így megkérdőjelezhető, hogy izometriás és excentrikus működéskor miért használjuk a kontrakció szót. *A biomechanika tudományban azonban a megértés megkönnyítéséért általánosan elfogadták a kontrakció terminus használatát minden olyan izomműködési módozatra, amelynél az izom aktív állapotban van.* Az egyes kontrakció típusokat a hosszváltozás tekintetében a 3.7. ábra foglalja össze.



3.7. ábra. Kontrakció típusok az izom hosszváltozásának tekintetében.

3.3.2. Kontrakció típusok az izom feszülése és rövidülési/nyúlási sebessége tekintetében

Ennél a kategorizálásnál a kontrakciók alatt két tényezőt veszünk figyelembe: (1) kontrakció alatt hogyan változik a rövidülés vagy nyúlás sebessége, illetve (2) hogyan változik ez alatt az izom feszülése. A megértés megkönnyítése érdekében tisztázzuk, hogy az izom által kifejtett erő (force) és az izom feszülése (tension) alatt ugyanazt értjük, és a két fogalmat e szerint használjuk az egész tankönyvben.

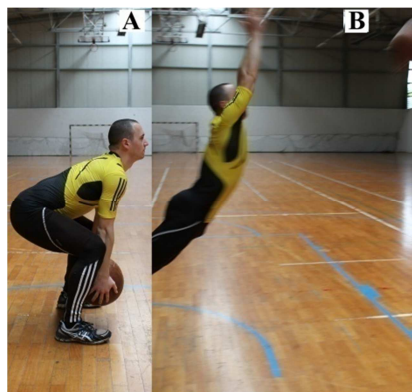
Dinamikus kontrakcióknál az izom egy adott sebességgel rövidülhet, vagy nyúlhat. *Amennyiben a rövidülés/nyúlás sebessége egy kontrakció során állandó, **izokinetikus kontrakcióról** (isokinetic contraction) beszélünk.* Izokinetikus kontrakció természetes körülmények között nehezen hozható létre az emberi szervezetben. Ha pl. guggolásból megpróbálunk állásból állandó sebességgel állásba emelkedni, akkor az izmok megközelítőleg izokinetikus kontrakciót végeznek. Izokinetikus kontrakció inkább csak számítógép vezérlésű laboratóriumi erőmérő eszközökkel (dinamométer) szimulálható. A dinamométerek az erőfejlesztő gépekhez hasonló berendezések, viszont beprogramozhatók úgy, hogy a karok hajtásakor bármekkora erőt is fejt ki az egyén, a karok kizárólagosan az előre beállított szögsebességgel mozgathatók. Az ilyen kontrakciókat elsősorban tudományos kutatásoknál alkalmazzák, de a piacon már léteznek fitnesztermek számára készített verziók is. A dinamométerek működéséről a tankönyv utolsó fejezetben részletesen írunk. Az

izokinetikus kontrakció egyébként koncentrikus és excentrikus kontrakció mellett is értelmezhető (pl. állásból ereszkedés állandó sebességgel guggolásba: izokinetikus excentrikus kontrakció). *Izokinetikus kontrakciónál tehát az izom rövidülési/nyúlási sebessége nem változik, viszont az izom feszülése (erőkifejtése) pillanatról-pillanatra változik az ízületi szög és az izom hosszának változásával* (magyarázat a későbbi fejezetekben).

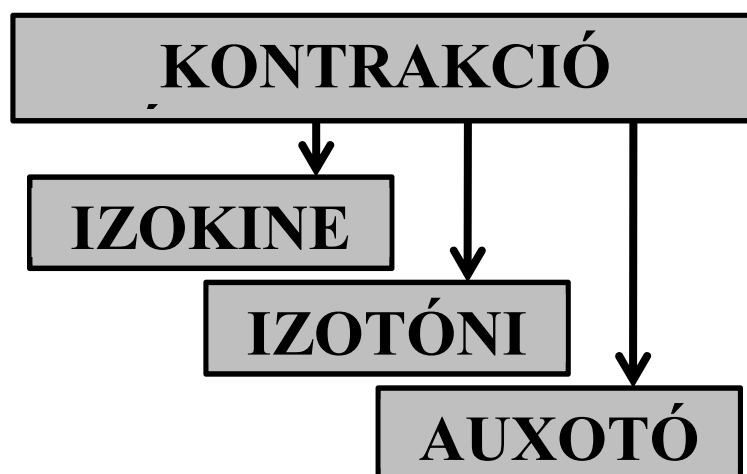
*Amikor az izom rövidülésének gyorsulása állandó, **izotóniás kontrakcióról** (isotonic contraction) beszélünk.* Képzeld el, hogy egy kipreparált izom egyik végét felfüggesztjük, másik végére pedig súlyt helyezünk. Ha az izmot folyamatosan ugyanakkora elektromos árammal stimuláljuk, az izom úgy fog rövidülni, hogy közben a legyőzendő teher gyorsulni fog. A teher folyamatos (elméletileg állandó) gyorsulása egészen egyszerűen Newton második törvényével magyarázható: F erő egy m tömegű testben a gyorsulást okoz ($F = m \cdot a$). Modellünkben az azonos nagyságú elektromos stimuláció az izomban állandó erőkifejtést hoz létre (ha eltekintünk az izom hosszának változásától), és ez az erő az izom végére rögzített súlyt gyorsítja. *Az izotóniás kontrakció olyan kontrakció, amelynél az izomban létrejövő feszülés is állandó* (innen az elnevezés: izotónia = azonos feszülés). Az izotóniás kontrakció már nagymértékben hasonlít a természetes mozgásokhoz, de pontosan csak dinamométerrel tudjuk szimulálni, hasonlóan az izokinetikus kontrakcióhoz.

Az állandó gyorsulás tehát csak elméletileg létezik, a valós mozgatórendszerben csak megközelítőleg állandó a gyorsulás, ugyanis különböző szarkomerhossz mellett eltérő erőt képes az izom kifejteni, még ha ugyanakkora elektromos impulzus is éri. Továbbá az emberi szervezetben található emelőrendszereknek köszönhetően különböző ízületi szöghelyzetekben más és más forgatónyomatékokat képesek az izmok kifejteni. Ezeknek mechanizmusát a későbbiekben tárgyaljuk. Az emberek és állatok mozgatórendszerére jellemző és természetesen előforduló kontrakció az auxotóniás kontrakció. **Auxotóniás kontrakció** (*auxotonic contraction*) *alatt az izom rövidülési sebessége is és az izom feszülése is folyamatosan változik*, éppen azért, mert ízületi szöghelyzettől függően változik az izom erőkifejtési képessége és rövidülési sebessége (megjegyzés: bár az auxotonia szó jelentése növekvő feszülés, auxotóniás kontrakció alatt a feszülés csökkenhet is!). Nézzünk meg néhány példát az izotóniás kontrakcióra. A legegyszerűbb talán, ha elképzeld, hogy fekvenyomás gyakorlatban a kinyomás (koncentrikus) fázis elején a súlyt könnyebb emelni, majd a közepén nehezebbé válik, a végén pedig ismét könnyebbnek érezzük, holott a teher tömege nem változott. A súlyzórud mozgási sebessége is ennek megfelelően változik (gyorsabb, lassabb, majd ismét gyorsabb). A 3.8. ábrán látható sportoló a medicinlabdát két

kézrel mélytartásból, nyugalmi helyzetből dobja ki előre felfelé. A labda kiindulási sebessége nulla, majd a dobás elindításával fokozatosan növekszik, tehát a labdának gyorsulása van. Szintén auxotóniás kontrakciót végeznek az izmok, amikor guggolásból teljes erejű felugrást végzünk, vagyis saját testtömegünket nyugalmi helyzetből felgyorsítjuk. Bármilyen dinamikus mozgást is végzünk, az ellenállás legyőzéséhez különböző ízületi szögpozíciókban más és más erőt kell az izomrostoknak kifejteniük a mozgás végrehajtásához. Az egyes kontrakciótípusokat az izom feszülésének, valamint rövidülés/nyúlási sebességének tekintetében a 3.9. ábra foglalja össze.



3.8. ábra. Medicinlabda dobás két kézzel előre, nyugalmi helyzetből indítva (A: kiinduló helyzet, B: véghelyzet). A mozgásban résztvevő valamennyi izom/izomcsoport auxotóniás kontrakciót végez.

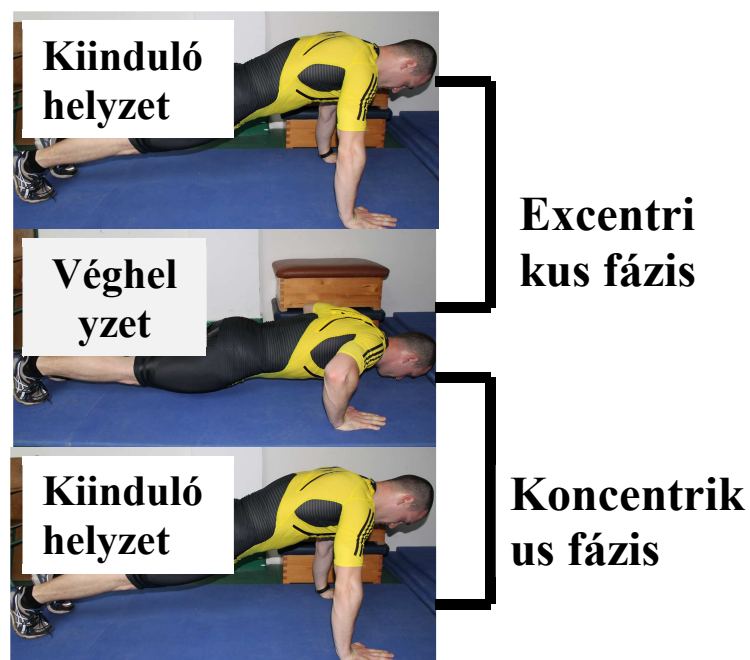


3.9. ábra. Kontrakció típusok az izom feszülésének, valamint rövidülési/nyúlási sebességének függvényében.

3.3.3. Kontrakció típusok összekapcsolása, kombinációi

Az emberi mozgások nagy része az erő kifejtési módozatokat kombinációjából áll, és a koncentrikus erő kifejtés excentrikus erő kifejtéssel párosulhat. Ha egy erősítő hatású

gyakorlatot a kiinduló helyzettől a véghelyzetig elvégzünk többször egymás után, excentrikus és koncentrikus kontrakciók ciklikus ismétlődésével találkozunk (**excentrikus-koncentrikus, koncentrikus-excentrikus kontrakció**). A fekvőtámaszban végzett karhajlítás és nyújtás során például excentrikus erő kifejtéssel indul a gyakorlat: a vállöv izmai nyúlnak, miközben lassan lefékeznek a talaj felé közelítő testet. A legmélyebb ponton a test megáll, majd a vállöv izmainak legyőző (koncentrikus) erő kifejtése következtében elindul felfelé a kiinduló helyzet felé (3.10. ábra). A két mozgásfázis közötti átkapcsolást **excentrikus-koncentrikus átmenetnek** (eccentric-concentric transition) nevezzük. Laboratóriumi vizsgálatokkal egyébként kimutatható, hogy az excentrikus-koncentrikus átmenet nem egy pillanat alatt történik, hanem az izomban van egy nagyon rövid ideig tartó, milliszekundum nagyságrenddel mérhető izometriás feszülés is. Természetesen az egyes kontrakció típusok kapcsolása fordított sorrendben is előfordulhat. Például guggoló támaszból emelkedés állásba (koncentrikus fázis) és ereszkedés vissza guggoló támaszba (excentrikus fázis).



3.10. ábra. Kontrakció típusok kapcsolása fekvőtámaszban végrehajtott karhajlítás és nyújtás alatt (karhajlítás = excentrikus kontrakció fázisa, karnyújtás = koncentrikus kontrakció fázisa).

Vannak olyan természetes mozgásformák, ahol az excentrikus és koncentrikus erő kifejtések gyorsan és ciklikusan váltják egymást. Ilyen például a futómozgás, vagy a sorozatugrás (pl. szökdelések, ugrókötél gyakorlatok). Mindkét mozgásnál talajfogásnál excentrikus, az elrugaszkodásnál koncentrikus kontrakciót végeznek az izmok (3.11. ábra). Azt a kontrakció típust, ahol az excentrikus és koncentrikus fázisok nagy sebességgel követik egymást, a biomechanika tudományban **nyújtásos-rövidülési kontrakciónak** nevezik. A

nyújtásos-rövidüléssel kontrakciónak két nagyon fontos izommechanikai jellemzője van: 1. az izom hirtelen megnyújtásakor, vagyis az excentrikus fázisban az izom elaszticitásának következtében *elasztikus energia tárolódik*, amely a koncentrikus fázisban hasznosul, 2. másrészt, ha az excentrikus fázis alatti nyújtás nagy sebességgel történik, akkor az izomban *kiváltódik a nyújtási (miotatikus) reflex*, amely szintén segíti a koncentrikus fázis munkavégzését. A kutatók már évtizedekkel ezelőtt megállapították, hogy a fenti mechanizmusok miatt az izom a koncentrikus fázisban nagyobb erő kifejtésére, illetve nagyobb mechanikai munkavégzésre képes akkor, ha azt viszonylag nagy sebességű excentrikus fázis előzi meg (Cavagna és mtsai 1968) Mindkét mechanizmust részletesebben később tárgyaljuk.

A nyújtásos-rövidüléssel kontrakció, mint ahogyan már említettük a fentiekben, főleg a sorozatugrásokra jellemző. Az olyan gyakorlatokat, amelyek ilyen reaktív ugrásokat tartalmaznak, plyometriás gyakorlatoknak nevezzük. A plyometria görög eredetű szó jelentése (plyo = nagyobb, több; meter = távolság) is arra utal, hogy egy előzetes excentrikus előfeszítésből nagyobbat tudunk ugrani, mint előfeszítés nélkül.



3.11. ábra. A mélybeugrás-felugrás a plyometriás edzés módszer egyik közkezdelt gyakorlata. Az ugrás során az izmok nyújtásos-rövidüléssel kontrakciót végeznek. A = kiindulópóztól, B = excentrikus-koncentrikus átmeneti pillanat, C = felugrás. Megjegyzés: az excentrikus (súlypont süllyesztése) és koncentrikus (súlypont emelése) fázisok gyorsan zajlanak le.

Végül meg kell említenünk, hogy vannak olyan mozgások is, amelyeknél *statikus és dinamikus kontrakciók kapcsolódnak*. Például amikor a sprintfutó atléta térdelőrajtot hajt végre, a „vigyázz” helyzet felvételekor (csípő emelése és megtartása mozdulatlanul) az alsó végtag izmai izometriásan előfeszülnek, majd a rajt indításakor koncentrikus kontrakciót

végeznek az elrugaszkodáshoz. Úszók rajtköről végzett rajtolásakor hasonlóképpen izometriás és koncentrikus kontrakciók összekapcsolása történik. Ellenben, amikor például a tornász leugrást végez valamelyik szerről és hajlított állásba érkezik, excentrikus és izometriás kontrakciók összekapcsolásával találkozunk.

3.3.4. Az excentrikus és koncentrikus kontrakció sajátosságai

Koncentrikus és excentrikus kontrakciók önmagukban ritkán figyelhetők meg az emberi mozgásoknál. Egyes sportágakra jellemző a „tiszt” koncentrikus erő kifejtés, mint például a kerékpározásnál, az úszásnál, sífutásnál, evezésnél, vagy akár a vízilabdánál. Ezeknél a sportoknál ugyanis nincs „fékező”, csak „legyőző” izomműködés. Az emelkedőn, vagy lépcsőn felfelé gyaloglásnál is inkább a koncentrikus erő kifejtés dominál. Ezzel szemben, ha lefelé gyalogolunk, főleg excentrikus kontrakciót végeznek izmaink. Fontos megjegyeznünk, hogy *a koncentrikus kontrakció köztudottan magasabb energiaigényű, mint az excentrikus*. Ebben a fejezetben már ismertettük, hogy a valós erő kifejtés koncentrikus izomműködés alatt az aktin és miozin molekulák közötti kereszthidak kialakulásától, és a molekulák konformáció-változásától jön létre, megvalósítva az izom rövidülését. Viszont az *excentrikus izomműködés alatt, mikor az izomrostok valamilyen külső erő hatására megnyúlnak, az aktomiozin kötések inkább mechanikai hatásra bomlanak szét*, minthogy végigmenjenek a normál ATP-függő szétkapcsolódáson (Flitney és Hirst 1978). Ezt az elméletet alátámasztja az a megállapítás, hogy az excentrikus kontrakcióban igen gyakran kisebb elektromos ingerlésre van szüksége az izomnak ugyanakkora erő kifejtéshez, mint a koncentrikusban (Grabiner és mtsai 1995). Vagyis a fentiekben említett sportágaknál és mozgásformáknál, ahol a koncentrikus izomműködés dominál, jelentős ATP igénnyel kell számolnunk, tehát a tevékenység végzése erős fáradás okozhat. A sportág üzöinek pedig magas szintű aerob és anaerob állóképességre kell szert tenniük.

Az excentrikus kontrakcióra másik sajátossága, hogy a kontrakció alatt rendkívül nagy feszülés érhető el az izomban, nagyobb, mint egy izometriás, vagy koncentrikus kontrakcióban (Doss és Karpovich 1965). Az izom feszülésének megnövekedése (ami akár 1,2-1,8-szoros is lehet) két tényezőnek tudható be: 1. Az elasztikus elemek ellenállásának növekedése a megnyújtó erővel szemben; 2. Új kereszthíd kapcsolatok létrejötte, azaz az izom aktivációs szintjének növekedése, amely a nyújtásos reflex (lásd a későbbiekben). miatt következik be akkor, ha az excentrikus kontrakció nagy sebességgel megy végbe. Van még egy elképzelés,

amit Edman írt le 1999-ben. A nyújtás hatására csökken a rostok vastagsága és ezért megnő az ozmotikus nyomás és a rost tónusa.

Mindez olyan sejtszintű mikrosérüléseket okozhat az izomban, mint például a sejtmembrán, a t-tubulusok, a myofibrillumok, a szarkoplazmatikus retikulumok, vagy akár a mitokondriumok sérülése (Fridén és Lieber 1992), amely a közismert „izomláz” kiváltó oka.

ÖSSZEFOGLALÁS

- Ingerlés-kontrakció alatt azt a folyamatot értjük, amely szerint a motoneuronokból kiinduló akciós potenciálok bejutnak az izomrostok belsejébe és ott kalcium kiáramlást okozva aktin-miozin kötéseket (kereszthidakat) hoznak létre.
- Az izom nagy frekvenciával történő ingerléskor tartós összehúzódásra képes, melyet komplett tetanusznak nevezünk. A kisülési frekvencia mértéke szabályozza a kontrakció erejét.
- Az elektromechanikai késés az ingerület megjelenése és az izom mechanikai válasza között eltelt idő. A késési időt a biokémiai folyamatok időigénye mellett a soros elasztikus elemek nyúlása is befolyásolja.
- Az izom hosszváltozásának tekintetében háromféle kontrakció típust különítünk el: izometriás (az aktív izom hossza nem változik), excentrikus (az aktív izom nyúlik) és koncentrikus (az aktív izom rövidül)
- Az auxotóniás kontrakció a legtermészetesebb kontrakció. Auxotóniás kontrakció alatt az izom hosszváltozási (rövidülés, nyúlás) sebessége és az izom feszülése is állandóan változik.
- Minden kontrakció a kontraktilis és az elasztikus izomrészek kölcsönhatásának eredménye. A kontraktilis elemek az aktív erő kifejtésért felelnek. Az elasztikus elemek a passzív erő kifejtésért, vagy aktív erő kifejtés (kontrakció) közben a kontraktilis elemek által kifejtett erő közvetítéséért felelnek.
- Ha az aktív izmot erőteljes, gyors nyújtás éri, nem csak a passzív elasztikus elemek feszülése, de az izom aktív feszülése is növekszik. Amennyiben az izom nyújtását időkézés nélkül követi az izom rövidülése, az izom mechanikai munkavégzése megnövekszik a koncentrikus kontrakció során.

Irodalomjegyzék

- Cavagna G, Dusman B, Margaria R (1968) Positive work done by a previously stretched muscle. *Journal of Applied Physiology*, 24, 21-32.
- Cavanagh PR, Komi PV (1979) Electromechanical delay in human skeletal muscle under concentric and eccentric contractions. *European Journal of Applied Physiology Occup Physiol* 42, 159–163.
- Cook R (1997) Actomyosin interaction in striated muscle. *Physiological Reviews*, 77, 671-697.
- Doss WS, Karpovich PV (1965) A comparison of concentric, eccentric, and isometric strength of elbow flexors. *Journal of Applied Physiology*, 20, 351-353.
- Edman KAP (1999) The force bearing capacity of frog muscle fibres during stretch: its relation to sarcomere length and fibre width. *Journal of Physiology*, 519.2, 515-526.
- Flitney FW, Hirst DG (1978) Cross-bridge detachment and sarcomere “give” during stretch of active frog’s muscle. *Journal of Physiology London*, 276, 449-465.
- Fridén J, Lieber RL (1992) Structural and mechanical basis of exercise-induced muscle injury. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24, 521-530.
- Grabiner MD, Owings TM, George MR, Enoka RM (1995) Eccentric contractions are specified a priori by the CNS. *Proc. Congr. Int. Soc. Biomech. Jyväskylä, Finland July 2–6*, 338–339.
- Huxley AF (1974) Muscle contraction (Review Lecture). *Journal of Physiology*, 243, 1-43.
- Mines GR (1913) On functional analysis of the action of electrolytes. *Journal of Physiology*, 46, 188-235.
- Huxley AF, Simmons R (1971) Proposed mechanism of force generation in striated muscle. *Nature*, 233, 533-538.
- Klavora P (2007) *Foundations of kinesiology: Studying human movement and health*. Sport Book Publisher, Toronto, New York.
- Lynn RW, Taylor EW (1971) Mechanism of adenosine triphosphate hydrolysis by actomyosin. *Biochemistry*, 10, 4617-4624.
- Peachey LD (1965) The sarcoplasmic reticulum and transverse tubules of the frog’s sartorius. *Journal of Cell Biology*, 25, 209-231.
- Ringer S (1883) A further contribution regarding the influence of different constituents of the blood on the contraction of the heart. *Journal of Physiology*, 4, 29-42.
- Stein LA, Shwartz Jr RP, Chock PB, Eisenberg E (1979) Mechanism of the actomyosin adenosine triphosphatase. Evidence that adenosine 5'-triphosphate hydrolysis can occur without dissociation of the actomyosin complex. *Biochemistry*, 18, 3895–3909.

4. AZ ERŐKIFEJTÉS MOLEKULÁRIS ÉS NEURÁLIS ASPEKTUSAI

A vázizom szerkezeti és működésbeli alapjainak elsajátítása után a következő két fejezetben az erő kifejtését befolyásoló tényezőkkel foglalkozunk. Az izomerő kifejtésének nagyságát, időtartamát és sebességét számos molekuláris, neurális, morфомetriai, morfológiai és mechanikai faktor külön-külön, vagy akár együttes megjelenése befolyásolhatja, mely célorientált mozgásainkra hatással vannak. A tankönyv szerkesztésekor kézenfekvőnek tűnt, hogy az erő kifejtés morфомetriai és morfológiai paramétereit (izomkeresztmet, izomhossz és rostelrendeződés) egy korábbi fejezetben ismertessük, az izom szerkezeti sajátosságainak tárgyalásával párhuzamban. Ebben a fejezetben az erő kifejtés neurális és molekuláris paramétereivel foglalkozunk a motoros egység definiálástól és az izomrosttípusok megismerésétől kezdve az izom reflexmechanizmusáig. Mivel az emberi mozgások minősége – függetlenül attól, hogy sportmozgás, vagy hétköznapi mozgás – ezeken a faktorokon múlik, ezért a következő fejezetek tartalma jelentős gyakorlati hasznosíthatósággal bír.

4.1. Az izomrosttípusok

4.1.1. Tipizálás a rostok színe alapján: a történeti kiindulópont

A kutatók már több mint száz éve foglalkoznak a különböző izomrosttípusokkal és már 1800-as években rájöttek arra, hogy egyes izomrostok eltérnek színben, anatómia szerkezetükben és funkciójukban. A legkorábbi megkülönböztetés Ranvier (1873) nevéhez fűződik, aki megfigyelte, hogy egyes izmok lassabban húzódnak össze és mindemellett jellegzetesen vörös színű, ami a magas (oxigén szállításért felelős) myoglobin koncentrációnak köszönhető. Később Denny-Brown (1929) megállapította, hogy egyes izmokban fehér és vörös színű rostokat is tartalmaz, és ezek keverten helyezkednek el. A kutató szerint a vörös rostok a testtartásért a fehér rostok pedig a gyors mozgásokért felelősek. A szín alapján történő rosttipizálás tekinthető tehát a legelsőnek.

4.1.2. Anyagcsere folyamatok szerinti rosttipizálás

Anyagcsere folyamatok alapján az egyes izomrostokat a szerint különböztetjük meg, hogy azok oxidatív vagy glikolitikus módon állítják-e elő a kontrakcióhoz szükséges ATP-t. E szerint a szempont szerint Peter és mtsai (1972) háromféle rostot különített el. Azokat a rostok, melyek magas oxidatív működést mutattak, **lassú oxidatív** (slow oxidative) rostoknak

nevezték el (nemzetközileg elfogadott rövidítés az angol nyelvű terminusból: **SO**). Azokat a rostokat, amelyek magas glikolítikus működést mutattak, **gyors glikolítikus** (fast glycolitic) rostoknak nevezték (rövidítés: **FG**). Korábbi kutatásoknak köszönhetően az is bebizonyosodott, hogy nem mindegyik gyors rost fehér, ezért egy köztes rostot is meghatároztak a fent említett szerzők. A mind magas oxidatív, mind pedig magas glikolítikus tulajdonsággal bíró rostokat **gyors oxidatív-glikolítikus** (fast oxidative glycolitic) rostoknak nevezték el (rövidítés: FOG).

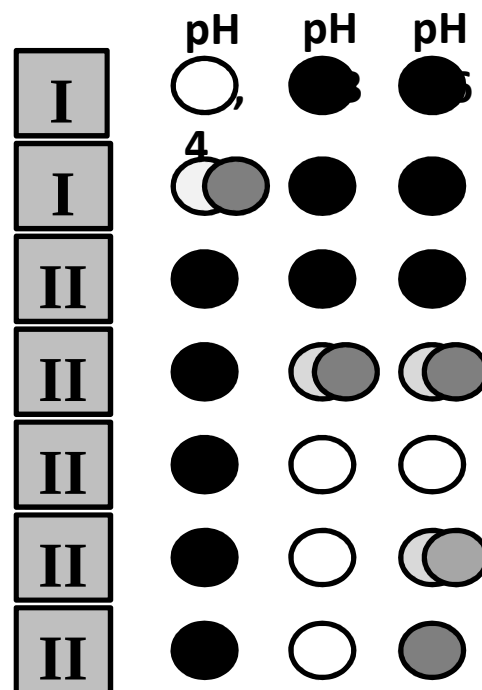
A magas oxidatív kapacitás azt jelenti, hogy a rostokban főleg aerob körülmények között, vagyis oxigén jelenlétében megy végbe az ATP termelés. Ez oxidatív magas szintű oxidatív enzimyfolyamatok eredménye. Az ATP termelés a mitokondriumokban zajlik, tehát a lassú rostok mitokondrium tartalma magas. Ezzel szemben a gyors rostokban a glikolítikus enzimek aktivitása magas, ami lehetővé teszi, hogy a szénhidrátok oxigén jelenléte nélkül, anaerob módon égjenek el az ATP előállításához. Ilyenkor a glükóz lebontása nem éri el a citromsav ciklust, csupán a glikolízisen megy keresztül, amely a citoplazmában megy végbe. És mivel ez utóbbi lényegesen gyorsabb folyamat, ezért a glikolítikus rostok gyors rángású, viszont fáradékony rostok. Az oxidációs ATP termelési folyamat már lényegesen több időt vesz igénybe, ezért az a lassú rostokra jellemző. Az izomrostok energiatermelési módja tehát egyértelműen utal a funkcióra is. A köztes rostok mindkét energiatermelésben magas szintet mutatnak, ezekre a rostokra van szüksége leginkább az olyan sportolóknak, akiknek a sportágában valamennyi kondicionális képesség megjelenik (erő, gyorsaság, állóképesség).

4.1.3. Rosttipizálás miozin ATP-áz enzimaktivitás alapján (enzimhisztokémia)

A fentiekben leírt felfedezések idején a kutatók nem rendelkeztek olyan laboratóriumi eszközökkel, hogy az egyes rostokat molekuláris szinten vizsgálják. A hisztokémiai eljárások kibontakozása áttörést jelentett, ugyanis lehetővé vált az egyes izomrostok festése és elektronmikroszkóp alatti tipizálása. A hisztokémia a szövetek elektronmikroszkópos vizsgálatát jelenti (histo = szövet). Az egyes szövetekből vékony metszetet készítenek, mely metszetben a szövetben található enzimek aktivitását képesek mérni a kutatók. A szövetet egy bizonyos szubsztráttal kezelik, melyre a vizsgált enzim reakcióba lép. A reakció következtében létrejövő elszíneződés alapján vizualizálni tudjuk az enzim aktivitását az adott szövetben.

Már a 60-as évek végén igazolták, hogy a miozin molekulának jelentősége van a kontrakció sebességében. Az érdeklődést a kutatókban nyilván az kelthette fel, hogy az

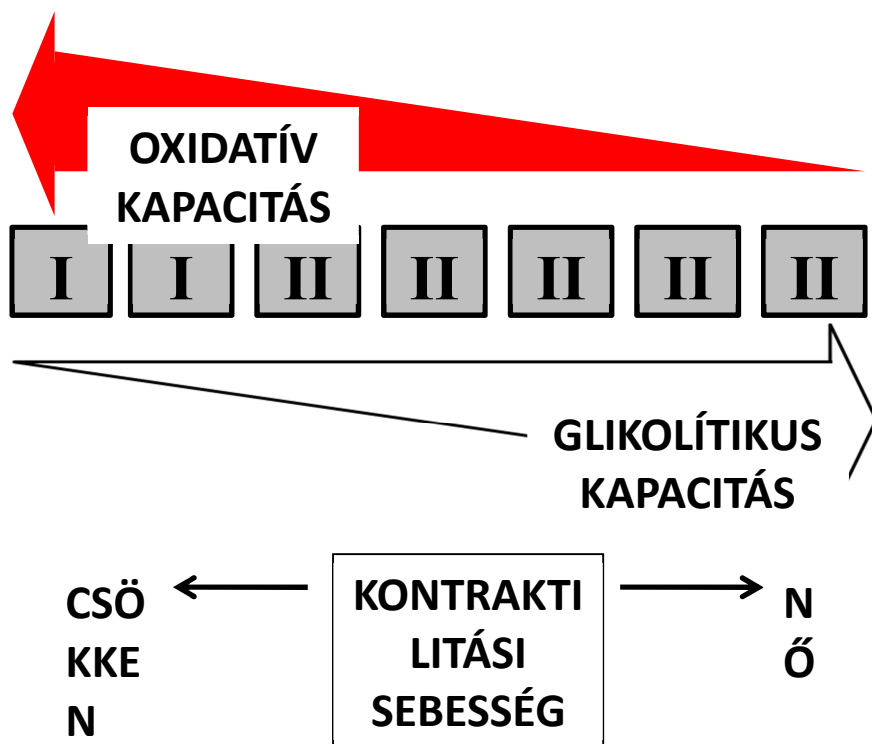
erőcsapás, vagyis a kereszthidakban létrejövő mechanikai munka a miozinefejek elmozdulásának köszönhető. Az izomrost típusok elkülönítésére az egyes rostokat Engel (1962) *miozin ATP-áz enzimaktivitás alapján* festette meg (4.1. ábra), amely jelenleg is elfogadott és gyakran alkalmazott módszer. A biopszia segítségével kivett izommintákat 9.4 pH-val rendelkező oldatba helyezve a gyors rángású izomrostok (melyek egyébként magasabb ATP-áz enzimaktivitással rendelkeznek) sötétebb árnyalatban jelentek meg, mint a lassú izomrostok. A gyors izomrostokat II-es, a lassúakat pedig I-es típusú rostoknak nevezték el. Később Brooke és Kaiser (1970) a II-es rostoknál további altípusokat különített el: IIA, IIB és IIC. Különböző pH-val kezelve ezek a rostok ugyanis eltérő elszíneződéssel reagáltak. Kereszthíd ciklus során a miozin ATP-áz enzim felelős az ATP lebontásának sebességéért a miozin fejen. A kereszthidak kialakulásának és megszűnésének, vagyis az aktin és miozin molekulák egymáson történő elcsúszásának a sebességét tehát a miozin ATP-áz enzim befolyásolja. Minél nagyobb ennek az enzimnek az aktivitása, annál gyorsabban képes az izomrost rövidülni.



4.1. ábra. Izomrosttípusok meghatározása miozin ATP-áz enzimaktivitás alapján. A biopsziából nyert metszeteket különböző pH-val kezelik (10,4; 4,3 és 4,6), melyre az eltérő enzimaktivitással rendelkező rostok különböző színűre festődnek (Staron és Hikida 1992).

1992-ben Staron és Hikida egy olyan kutatómunkát publikált, amelyben a fentiekben ismertetett rosttípusokon kívül más típusokat is felfedezett. A kutatók egy 20 éves, erőedzésben jártas nő vastus lateralis izomzatából vett biopsziában szokatlan

rostkompozíciókat találtak. Miozin ATP-áz enzimaktivitás alapján a C rostoknak három további altípusát különítette el: IC, IIC és IIAC rostokat. Az IC rost enzimaktivitása a I-es rostéhoz közelített, míg a IIAC rost enzimaktivitása a IIA rostéhoz közelített. Az IC rost mutatott némi gyors kontraktilitási hajlamot, a IIAC pedig némi lassú kontraktilitási hajlamot. Az eredmények azt mutatják, hogy az egyes rostok között nagyon finom átmenet alakult ki kontraktilitási sebességben, valamint oxidatív/glikolítikus tulajdonságban. Staron és Hikida alapján a 4.2. ábrán szemléltetjük az egyes rosttípusok sebességbeli és anyagcsere folyamatbeli sorrendiségét. Mindezek alapján a legnagyobb oxidatív kapacitással bíró és egyben a leglassabb rost az I-es típus. A IIB rost felé haladva egyre csökken a rostok oxidatív kapacitása, viszont nő a glikolítikus kapacitása és kontraktilitási sebessége. Az anyagcsere folyamatok alapján elmondható, hogy az I-es típusú rost a legkevésbé fáradékony, míg a IIB rost felé haladva egyre jobban hajlamosak a rostok a fáradásra. A lassú rostok inkább testtartásért, járásért, vagy egyéb lassú, hosszan tartó mozgásért felelnek. Ezzel szemben a gyors rostoknak a nagy sebességgel vagy nagy erővel végrehajtott mozgásokban van szerepe. Staron és Hikida nem zárták ki, hogy mivel a szomszédos rostok nagyon közel állnak egymáshoz a fenti tulajdonságok tekintetében, előfordulhat, hogy azok átalakulhatnak egymásba. Ezzel egy későbbi fejezetben foglalkozunk.



4.2. ábra. Miozin ATP-áz aktivitás alapján hisztokémiai úton elkülönített rosttípusok Staron és Hikida (1992) szerint. Az I-es rosttípustól haladva a IIB felé a köztes rostoknak nő a glikolítikus tulajdonsága és a

kontraktilitási sebessége. Ellenkező irányban nő a rostok oxidatív tulajdonsága és csökken a kontraktilitási sebessége.

4.1.4. Rosttipizálás miozin nehéz- és könnyűlánc típus alapján (immunhisztokémia)

Az enzimhisztokémiai eljárások után a miozin molekula precízebb vizsgálatára az immunhisztokémia adott lehetőséget. A kutatók olyan antitesteket hoztak létre, melyekkel a miozin nehézláncnak is elkülöníthető változatait (izoformot) fedezték fel (Shiaffino és mtsai, 1989). 2. fejezetben már ismertettük, hogy a miozin (ha a két molekulát együtt nézzük) két nehéz (heavy chain) és négy könnyű láncból (light chain) tevődik össze. Az *immunhisztokémiai vizsgálatok alapján három fő miozin nehézlánc típust* különböztetünk meg: *I, IIa és IIb*. A kontrakció során az erőcsapás sebességét és erejét a miozin molekula nehéz lánc tartalma jelentősen befolyásolja (Aagaard és Andersen, 1998). A IIb izoformot tartalmazó miozin kereszthídjainak az erő kifejtése a leggyorsabb, az I-es izoformmal rendelkező miozin pedig a leglassabb. Fontos megjegyeznünk, hogy egy adott izomrost teljes hosszában ugyanaz a nehézlánc izoform található meg, tehát a nehézlánc alapján is tipizálhatjuk a rostokat.

A későbbi kutatásokban azt is igazolták, hogy a *miozin nehézlánc*on található **könnyűláncok** is befolyásolják a kontrakció sebességét. VanBuren és mtsai (1994) egy kísérlet során eltávolították a könnyű láncokat és azt tapasztalták, hogy az aktin mentén a miozin elcsúszásának sebessége 50-80%-kal csökkent. Amint a könnyűláncokat visszahelyezték, a két filamentum mozgása egymás mellett visszanyerte eredeti sebességét. *Minden egyes miozin nehézlánc*on egy **esszenciális** (essential light chain) és egy **szabályozó** (regulatory light chain) **könnyűlánc** található. Lowey és mtsai (1993) bizonyították, hogy ezek közül bármelyik eltávolítása jelentősen csökkenti a kontrakció sebességét. Elmondható tehát, hogy a miozin könnyűlánc bár nem vesz részt az ATP hidrolízisében úgy, mint a nehézlánc, mégis fontos szerepet tölt be a kontrakció sebességének szabályozásában. Az *esszenciális könnyűláncnak négy típusa van, melyeket LC1s, LC1f, LC3s és LC3f rövidítést kaptak* (megjegyzés: LC = light chain, s = slow, f = fast; a rövidítések a típusra és a sebességre is utalnak; pl.: LC1s lassabb, mint LC1f). A *szabályozó könnyűláncnak két típusa van: LC2s és LC2f*. Az izomrostok rövidülési sebességét a miozin molekula nehéz- és könnyűlánc alkotórészek határozzák meg. És mivel a könnyűláncnak ennyi változata van, és ezek többféleképpen variálódhatnak egy miozinon belül, érthető, hogy a (korábban ismertetett) ATP-áz enzimaktivitás alapján miért tudtak hétféle rosttípust elkülöníteni. A 4.1 táblázatban látható, hogy a fő rosttípusok milyen könnyűlánc variációkból állhatnak.

4.1. táblázat. Egy miozin molekula nehéz- és könnyűlánc összetevői az egyes rosttípusoknál. A teljes miozin molekula két nehézláncból és négy könnyűláncból áll. Megjegyzés: LC = könnyűlánc, f = gyors, s = lassú.

Rosttípus ATP-áz enzimaktivitás alapján	Miozin nehézlánc tartalom	Miozin könnyűlánc kombinációk
IIB	Iib + Iib	2(LC3f) + 2(LC2f)
		LC1f + LC3f + 2(LC2f)
		2(LC1f) + 2(LC2f)
IIA	Ila + Ila	2(LC3f) + 2(LC2f)
		LC1f + LC3f + 2(LC2f)
		2(LC1f) + 2(LC2f)
I	I + I	2(LC1s) + 2(LC2s)

**Rövidülési
sebesség nő**

4.1.5. Funkcionális és morfológiai különbségek az egyes rosttípusok között

Az egyes izomrosttípusok a korábban említett miozin szerkezeten és enzimaktivitáson kívül számos más tulajdonságban is különböznek. A fő izomrosttípusok szerkezeti, élettani és funkcionális különbségeit a 4.2. táblázatban foglaltuk össze. Gyakorlati szempontból talán a leglényegesebb különbség a rövidülési sebességben és az erőkifejtésben van. *A 2B típusú izomrost a leggyorsabban, az I-es típusú pedig a leglassabban rövidül, a sebességbeli különbségeket pedig az ismert miozin nehéz- és könnyűlánc kombinációk adják. Érdekes az a megállapítás, mely szerint a gyors rostok tubuláris rendszere (T tubulus és szarkoplazmatikus retikulum) sűrűbb a lassú rostokéhoz képest, amely arra utal, hogy a motoneuronokból érkező ingerület ugyanannyi idő alatt több miofibrillumhoz eljut, vagyis a teljes izom gyorsabban aktiválódik (Eisenberg, 1983).*

Általánosságban elmondható, hogy *az I-es típushoz közelebb álló (lassabb) rostok nagyobb oxidatív kapacitással bírnak, így állóképességük jobb, a fáradásnak jobban ellenállnak. A magas oxidatív kapacitás a magas oxidatív enzimkoncentrációnak köszönhető. A IIB-hez közelebb álló rostok glikolítikus kapacitása nagyobb, ezek fáradékonyabb rostok, kisebb az állóképességük.* Ezekben a rostokban a glikolítikus enzimek koncentrációja magasabb. A IIA rost talán a legkedvezőbb azon sportolók számára, akik nagy sebességű mozgásokat hajtanak végre többször egymás után, hosszú ideig (pl. labdajátékosok). A IIA rostok egyaránt magas oxidatív és magas glikolítikus kapacitással bírnak. Az állóképességbeli különbség a mitokondriumok sűrűségének is köszönhető, mely magasabb a lassú rostokban.

A kutatók megállapították, hogy *a főleg gyors izomrostokat tartalmazó izmok nagyobb erő kifejtésre képesek, szemben a főleg lassú rostokból álló izmokkal*. A gyors izmokra jellemző, hogy megközelítőleg 22 N/cm^2 erőt fejtenek ki, míg a lassú izmok csupán $10\text{-}15 \text{ N/cm}^2$ -t (lásd: Lieber, 2002). Bodine és mtsai (1987) azonban kimutatták, hogy a gyors rostok csupán kismértékben fejtenek ki nagyobb erőt a lassúakhoz képest. Ezt alátámasztja az a megállapítás, hogy a kétféle rosttípusban az egy szarkomerre eső keresztthidak száma azonos (Zappe és Maeda, 1985). A gyors izmok nagy erő kifejtő képességét a rostok beidegzési tulajdonságában kell keresni.

A rostok szarkomerszerkezetének tekintetében jelentős különbség található a Z-vonalak vastagságában. A gyors rostok szarkomereiben vékonyabbak a Z-vonalak, mint a lassú rostokéban. Az M-régióban is jelentős különbség van, mely szintén vékonyabb a gyors rostokban. Végül meg kell említenünk, hogy a gyors rostok vastagabbak, mint a lassú rostok.

A lassú és gyors rostok keverten, mozaikszerűen oszalanak el egy izmon belül, de megoszlási aránya egyénenként és izmonként változó. A rosttípusok eloszlása utalhat az adott izom funkciójára. Armstrong és mtsai (1982) kutyák izomainak vizsgálatában igazolta, hogy elsősorban az antigravitációs, tehát a testtartásért felelős extenzor izmokban a legmagasabb az I-es rostok aránya. Megállapították azt is, hogy egy azonos izmon belül a mélyebb izomrétegekben nagyobb volt az I-es rostok aránya, mint a felszíni rétegekben. Embreknél az antigravitációs izmokban általában kb. 50-50% a lassú és gyors rostok aránya, de a soleus izomban 80% (Gollnick és mtsai, 1974), a tibialis anteriorban pedig 73% (Johnson és mtsai, 1973) is lehet a lassú rostok aránya. Ugyanakkor a szemhéj zárásáért felelős orbicularis oculi izomban mindössze 15% az I-es rostok aránya (Johnson és mtsai, 1973).

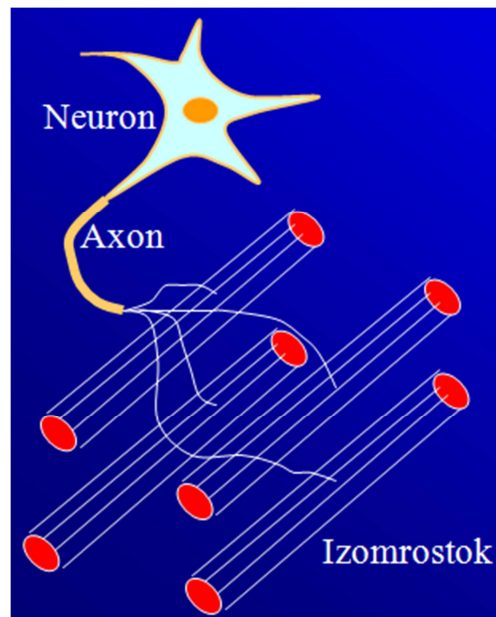
4.2. táblázat. A fő izomrosttípusok közötti élettani, szerkezeti és funkcionális különbségek. SO = slow oxidatív, FOG = fast oxidative glycolitic, FG = fast glycolitic, ATP = adenzin trifoszfát, CP = kreatinfoszfát.

Elnevezés enzimaktivitás alapján	I	IIA	IIB
Elnevezés anyagcsere alapján	SO	FOG	FG
Elnevezés szín alapján	Vörös	Fehér	Fehér
Oxidatív kapacitás	Nagy	Nagy	Kicsi
Glikolitikus kapacitás	Kicsi	Nagy	Nagy
Fáradástűrés	Nagy	Nagy	Kicsi
Rövidülési sebesség	Kicsi	Nagy	Nagy
Erőkifejtés	Kicsi	Nagy	Nagy
Mitokondrium sűrűség	Nagy	Közepes	Kicsi
Kapillarizáció	Nagy	Közepes	Kicsi
Fő energiaforrás	Zsírok	Szénhidrátok	ATP, CP
Z-vonal vastagság	Vastag	Közepes	Vékony
Motoneuron mérete	Kicsi	Nagy	Nagy
Glikogén granulátumok	Kevés	Sok	Sok
Zsircsepek	Sok	Kevés	Nincs

4.2. A motoros egység

Idáig az izomrostok szerkezeti, élettani és funkcionális tulajdonságaival foglalkoztunk, de működésük kizárólag idegrendszeri összeköttetéssel biztosított. A következőkben arról olvashatunk, hogy milyen idegrendszeri működési mechanizmuson keresztül szabályozhatjuk mozgáskoordinációnkat és erőkifejtésünk mértékét.

Az egyes izomrostokat a gerincvelőben található motoros idegek (**α motoneuronok**) nyúlványai (axonjai) idegzik be. Az ingerület ezeken az axonokon keresztül jut el a rostokig. *Egy α motoneuron és az általa beidegzett izomrostokat együttesen **motoros egységnek** (motor unit) nevezzük (4.3. ábra).* Az α motoneuronok a gerincvelő elülső szarvában találhatók. Minden egyes motoneuronból egy axon indul el az izmok felé, de amint az axon eléri az izmot, szerteágazik, és mindegyik ág egyetlen izomrosthoz fut be. Egy motoneuron így több izomrostot is beidegez, és ez azt jelenti, hogy ha ingerület érkezik, akkor az valamennyi beidegzett rosthoz eljut. *Azonos motoros egységhez tartozó izomrostok közül tehát vagy mindegyik egyszerre aktiválódik, vagy ingerület hiányban egyik sem („mindent vagy semmit” törvény).* Egy izomban sok motoros egység található, és ezek száma izmonként rendkívül változatos. A motoros egységekhez tartozó rostszám is változó lehet. *Egy adott izom erőkifejtését az határozza meg, hogy egyidejűleg hány motoros egység kapcsolódik be.*



4.3. ábra. A motoros egység összetevőinek sematikus ábrája.

4.2.1. A motoros egység típusai

Burke (1967) alapján a motoros egységeknek három típusát különítjük el: **lassú motoros egység** (slow motor unit; nemzetközi jelölés: **S**), **gyors fáradástűrő motoros egység** (fast fatigue resistant motor unit; nemzetközi jelölés: **FR**) és **gyors fáradékony motoros egység** (fast fatiguable motor unit; nemzetközi rövidítés: **FF**). A motoros egységek leggyakoribb megkülönböztetése a fáradási index alapján történik. A fáradási indexet úgy állapítjuk meg, hogy ugyanakkora frekvenciájú folyamatos stimuláció alatt vizsgáljuk, hogy a különböző motoros egységek erő kifejtése mennyivel csökken adott idő alatt (mekkora fáradás következik be). Lassú motoros egység 2 percig tartó 40 Hz-es stimulációjánál a motoros egységhez tartozó izomrostok erő kifejtése nem csökken a kiindulási érték 75%-a alá. Ugyanennyi idő alatt azonban a gyors fáradékony motoros egységek erő kifejtése a kiindulási erőszinthez képest 25% alá esik. A köztes, gyors fáradástűrő motoros egység pedig a kettő között, tehát 25% és 75% közötti értékre csökken.

Burke (1967) megállapította, hogy a különböző típusú motoros egységek egymástól eltérő rostokat tartalmaznak: az FF (gyors fáradékony) típusú motoros egységek FG típusú (gyors glikolitikus) rostokból állnak, az S típusú (lassú) motoros egységek pedig SO típusú (lassú oxidatív) rostokból. Értelemszerűen, az FR típusú (gyors fáradástűrő) motoros egységet FOG típusú (gyors oxidatív-glikolitikus) rostok alkotják (4.4. ábra). Fontos megjegyeznünk

azonban, hogy bár *egy adott motoros egység ugyanolyan típusú rostokból áll (a metabolikus tulajdonságot figyelembe véve)*, számos rost valamelyest mégis különbözhet azonos egységen belül (lásd az előző fejezetben: miozin ATP-áz aktivitás alapján) (Martin és mtsai, 1988). Érdekesség még az is, hogy *a motoros egységek típusát (nevezetesen az egységekhez tartozó rostok típusát) a hozzá tartozó α motoneuron határozza meg*. Ennek bizonyítását a klasszikus keresztinnervációs állatkísérlet eredményével magyarázhatjuk. Amikor a lassú és a gyors motoros egység axonjait felcserélték, a lassú rostok gyorsá, a gyors rostok pedig lassúvá alakultak át.

	Motoros egység típusa	Motoros egységhez tartozó izomrost típusok
Növekvő	S	SO
	FR	FOG
	FF	FG
		Növekvő

4.4. ábra. Motoros egység típusok és a hozzá tartozó izomrostok típusai metabolikus tulajdonság alapján tipizálva. S = slow oxidative (lassú oxidatív), FR = fast fatigue resistant (gyors fáradástűrő), FF = fast fatiguable (gyors fáradékony). A nyilak iránya növekvő tendenciát jelent.

Bodine és mtsai (1987) megfigyelték, hogy a gyors motoros egységek nagyobb erőt képesek kifejteni, mint a lassúak. Mindezt azzal magyarázták, hogy *a gyors egységekhez több izomrost tartozik, és ezek a rostok vastagabbak is (vagyis több miofibrillum található benne)* (4.5. ábra). Mivel *egy lassú és egy gyors izomrost egységnyi keresztmetszetre eső erő kifejtése valójában nem, vagy csak minimális mértékben különbözi, ezért valószínűsíthető, hogy a gyors motoros egységek valóban a nagyobb rostszám miatt erősebbek.*

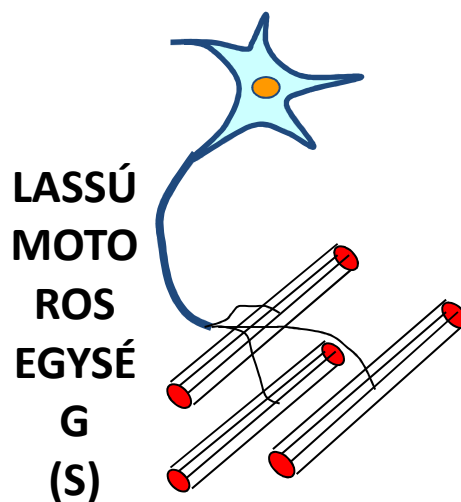
4.2.2. A motoros egység, mint az erő kifejtés funkcionális egysége

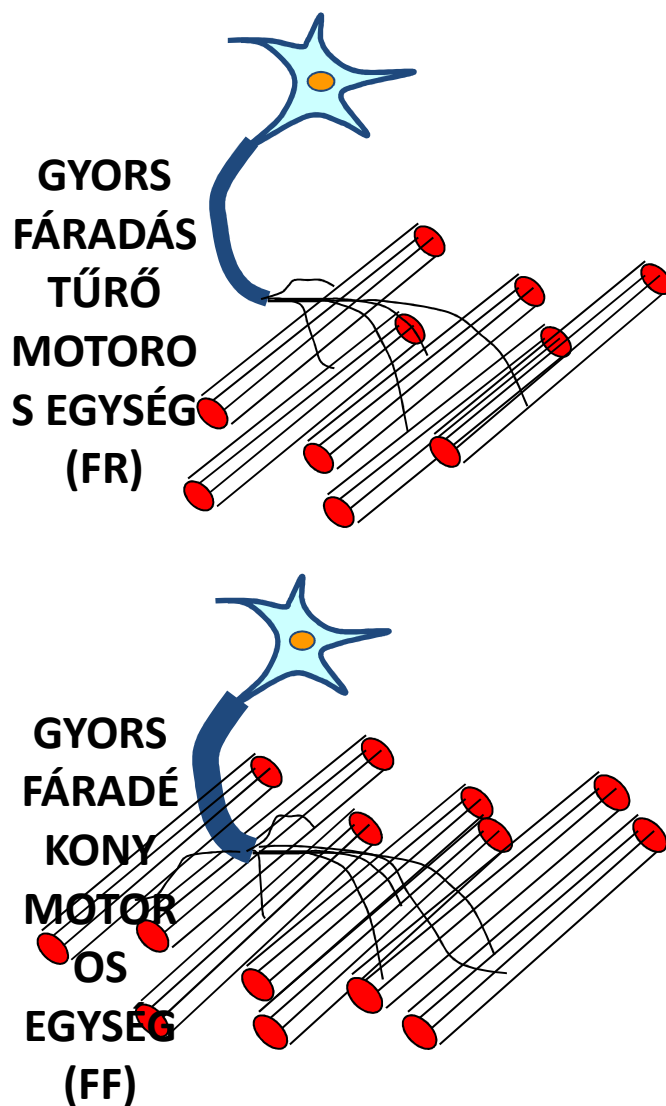
Az előző fejezetben már említettük, hogy a központi idegrendszer az akciós potenciálok impulzusainak sűrűségével képes az erő kifejtés mértékének finom szabályozására. A különböző méretű és típusú motoros egységek bekapcsolásának variálásával további szabályozási lehetőség áll rendelkezésünkre az erő kifejtésekor. A motoros egység a teljes izom erő kifejtésének funkcionális egysége. *Egy izom pillanatnyi*

erőkifejtését részben az határozza meg, hogy az izomban a létező összes motoros egységből (motor unit pool) mennyi aktiválódik egyidejűleg. Mivel az erő kifejtését az aktív kereszthidak száma határozza meg, érthető tehát, hogy minél több motoros egység kapcsolódik be egyszerre, annál nagyobb lesz az izom erő kifejtésének mértéke. Nagyon nagy erő kifejtésekor a motoros egység készletnek akár 80-90%-a is bekapcsolódhat. 100%-os kihasználás nem létezik, bár a pszichés állapot jelentősen növelheti a bekapcsolt motoros egységek számát. Magasan motivált állapotban, vagy életveszélyes helyzetben az ember szokatlanul nagy erő kifejtésre képes. Az edzettségi állapot is jelentősen befolyásolja a motoros egységek kihasználásának képességét. Tegyük fel, hogy egy edzetlen és egy edzett ember azonos izomtömeggel rendelkezik. Szinte bizonyos, hogy az azonos izomtömeg ellenére az edzett ember jóval nagyobb erő kifejtésre képes, mint az edzetlen csupán azért, mert izomzatának nagy arányát képes egyszerre működtetni. A súlyemelők tipikusan olyan csoportját képezik az embereknek, akik kis testtömegük és izomtömegük ellenére rendkívül nagy tömegű súlyokat képesek emelni. A súlycsoportos sportágak más szereplői is, mint például a birkózók, cselgáncsozók, vagy ökölvívók edzésprogramja is arra irányul, hogy a sportolók izomerejét a végletekig fokozzák a testtömeg gyarapodása nélkül. A motoros egységek egyidejű bekapcsolását/kihasználását (motor unit recruitment), mint az izom egyik fontos neuromechanikai tulajdonságát, motoros egység szinkronizációnak (motor unit synchronization), vagy más néven intramuszkuláris koordinációnak (intramuscular coordination) nevezzük. Az izomnak ezt a tulajdonságát értelemszerűen a szinkronizációs erőfejlesztési módszerrel lehet fejleszteni, melynek lényege az, hogy a maximális erő kifejtéshez képest nagy ellenállást (90-100%) és kevés ismétlésszámot (1-5) alkalmazunk az erőfejlesztő edzés során. Az excentrikus kontrakciókkal végzett edzésnél a legyőzhető ellenállás maximumának 150%-val végzett gyakorlatokat javasolják, amely kiválóan javítja az intramuszkuláris koordinációt.

Az izom erő kifejtésének fokozására az aktív motoros egységek számának növelése mellett van egy másik mód is, a motoros egységek kisülési frekvenciájának növelése. Egy adott motoros egységhez tartozó rostok akkor fognak nagyobb erővel összehúzódni, ha nagyobb frekvenciájú impulzusok érkeznek hozzájuk a motoros neurontól. A jelenséget **frekvencia modulációnak** nevezzük. Erő kifejtésünket tehát két úton növelhetjük: több és több motoros egység bekapcsolásával, és a már bekapcsolt motoros egységek kisülési frekvenciájának növelésével.

Köztudott, hogy amennyiben kis erő kifejtésre van szükségünk célorientált mozgásunk elvégzéséhez, kevesebb motoros egység aktiválódik. Egy kisebb tömegű tárgy megemeléséhez nincs szükség annyi kereszthíd egyidejű kapcsolódására, mint a súlyemelő esetében a nagy tömegű súlyok emelésénél. *Egy célorientált mozgás precíz kivitelezésekor a feladat elvégzéséhez szükséges erő függvényében kell a motoros egységeket aktivizálnunk.* Egy pohár víz megemelése kis erő kifejtést igényel, tehát a mozgásban résztvevő izmoknak csak kevés hányadát működtetjük. Ha a szükségesnél több motoros egység is bekapcsolódik, túlságosan nagy erőt fejtünk ki, a vizet kiboríthatjuk a pohárból. Az célorientált mozgásoknál nemcsak az egy izmon belüli motoros egységek szinkronizációjának variálásával szabályozzuk mozgásunkat, hanem több különböző izom egyidejű aktiválásával vagy relaxálásával. A fentiekben említett példánknál, a pohár víz megemelésében több izom is részt vesz. Ezeknek az izmoknak a szinkronitása vagy bekapcsolásuk időbeli sorrendisége jelentősen befolyásolja a mozgás végeredményét. *Két vagy több különálló izom működésének összhangját, szinkronitását, bekapcsolási sorrendiségét intermuszkuláris koordinációnak (intermuscular coordination) nevezzük. Az intermuszkuláris és az intramuszkuláris koordináció együttesen szabályozza a mozgások kimenetelét. Míg az előbbi az izmok bekapcsolási sorrendiségét, az utóbbi az egyes izmok erő kifejtését szabályozza.*





4.5. ábra. A motoros egység típusok fő anatómiai különbségei. Minél gyorsabb egy motoros egység, annál nagyobb a hozzá tartozó α motoneuron vastagsága, valamint a beidegzett izomrostok vastagsága és száma.
S = slow oxidative (lassú oxidatív), FR = fast fatigue resistant (gyors fáradástűrő), FF = fast fatigable (gyors fáradékony).

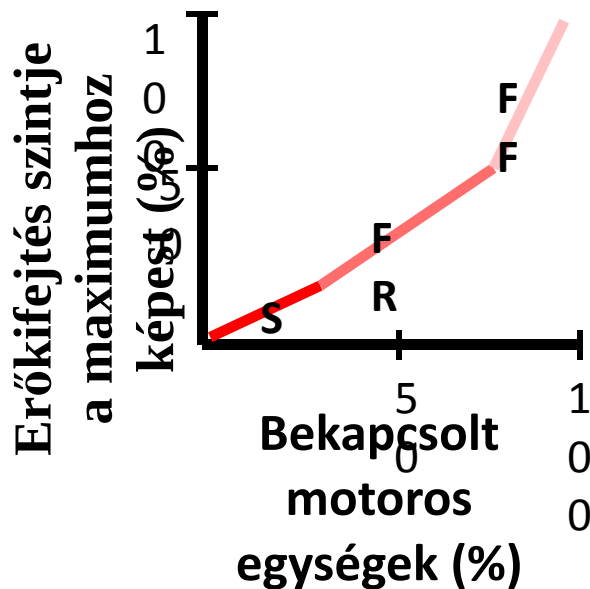
4.2.3. A motoros egységek bekapcsolási mechanizmusa az erő kifejtés szabályozására

Minél több motoros egység kapcsolódik be egyidejűleg, annál nagyobb tehát a teljes izom erő kifejtése. De vajon milyen szerepük van az egyes motoros egység típusoknak? Vajon milyen úton kapcsolódnak be azok különböző célfeladatoknál? Henneman és Mott (1965) vizsgálatukban megfigyelték, hogy azok a motoros egységek, amelyek nagyobb erőt fejtettek ki, a hozzá tartozó axonon érkező elektromos impulzusok amplitúdója nagyobb volt, míg a kisebb erő kifejtést produkáló motoros egységeknél kisebb amplitúdójú volt az impulzus. Az impulzusok nagysága pedig függ az axon keresztmetszetétől. Vastagabb axonon nagyobb elektromos impulzus halad végig. *A gyors motoros egységekhez vastagabb axon és sok*

izomrost tartozik, a lassú egységekhez pedig vékonyabb axon és kevesebb izomrost (4.5. ábra). A gyors motoros egységek nagy ereje még abból is adódik, hogy gyors rostokat tartalmaznak, melyek vastagabbak, vagyis több miofibrillum van bennük. Végül fontos megemlíteni azt is, hogy a gyors motoros egységek ingerlési küszöbe (*recruiting threshold*) magas, a lassúaké alacsony. Ingerlési küszöb alatt azt a minimális erősségű idegi impulzust értjük, amely az izomrostokban kontrakciót vált ki. Edzett személyek azért is képesek nagyobb erő kifejtésre, mert a magas ingerlési küszöbvel rendelkező motoros egységeket/izomrostokat is képesek bekapcsolni, szemben az edzetlen emberekkel. Ráadásul erőedzések ismétlésével a magas ingerküszöbű motoros egységek/izomrostok átalakulhatnak alacsonyabb ingerküszöbűvé. Ezzel a témával egy későbbi fejezetben foglalkozunk, amikor az izom alkalmazkodóképességét tárgyaljuk. Az alábbiakban részletezzük, hogy különböző erő kifejtési szituációkban az egyes motoros egység típusok milyen bekapcsolási sorrendet mutatnak.

- *Amikor erő kifejtésünk lehetséges maximumát fokozatosan kívánjuk elérni, akkor először az S, majd az FR, végül pedig az FF motoros egységek fognak bekapcsolódni* (4.6. ábra). Vagyis először a kis motoros egységek (keves rostszámmal és vékony axonnal) kapcsolódnak be, majd az erő kifejtést fokozatosan növelve egyre nagyobb egységek kapcsolódnak be. Ezt a jelenséget „**méretelvnek**” (size principle) nevezzük (Henneman és mtsai, 1965). Képzeljük el, hogy egy szorítóerő-mérőt fokozatosan, egyre nagyobb erővel szorítunk. A szorítás elején elegendő a lassú egységek erő kifejtése is, de egyre erősebb szorítás esetén a gyors egységek ereje hozzáadódik a lassúakéhoz (összegződés).
- *Amennyiben hirtelen szeretnénk nagy erőt kifejteni, akkor az eltelt idő rövidsége miatt csak a gyors motoros egységek fognak bekapcsolódni az erő kifejtésbe, a lassúak nem lesz idejük.* Egy teljes sebességgel végzett ugró, dobó, vagy rúgó mozgásnál például a gyors motoros egységek és a hozzá tartozó gyors rostok szelektíven kapcsolódnak be. A nagy sebességgel végzett edzésgyakorlatoknak óriási jelentőségük van az olyan sportágakban, amelyekben a gyorsaság, a gyorsaság, vagy a robbanékonyaság fontos. Ezekkel a gyakorlatokkal ugyanis a gyors motoros egységeket és hozzá tartozó gyors izomrostokat stimuláljuk.

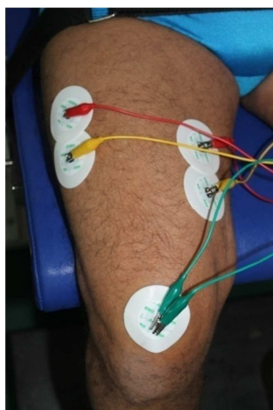
- Amennyiben nagy erő kifejtést hosszú ideig próbálunk meg fenntartani (például maximális izometriás erő kifejtés 20-30 mp-ig), akkor egy bizonyos idő után az erő fokozatosan csökken, amit fáradásnak nevezünk. Ebben az esetben *először a gyors motoros egységek fognak kikapcsolni, hiszen ezek a fáradékonyabbak, majd később a lassúak is.*



4.6. ábra. Motoros egységek bekapcsolási sorrendje fokozatosan növekvő, maximumig történő erő kifejtés esetén („méretelv”). Megjegyzés: a vízszintes tengelyen az akaratlagosan bekapcsolható motoros egységek maximális száma jelképezi a 100%-ot. S = slow oxidative (lassú oxidatív egység), FR = fast fatigue resistant (gyors fáradástűrő egység), FF = fast fatiguable (gyors fáradékony egység).

4.3. Az izom elektromos aktivitása

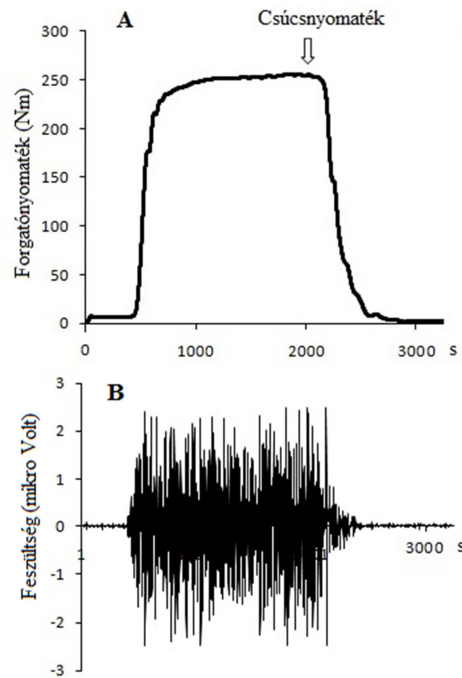
Emlékezzünk vissza a korábbi fejezetekre, amikor ismertettük a vázizom egyik lényeges tulajdonságát, az ingerelhetőségét. Megtárgyaltuk, hogy a központi idegrendszer neuronjaiból érkező elektromos impulzusok (akciós potenciálok) sokasága éri el a vázizmot, mely szétterjed az izomrostok membránján és kontrakciót hoz létre. Az izomnak ezt az elektromos jelenségét évtizedek óta vizsgálják a tudósok. Az izom elektromos aktivitását vizsgáló eszközt **elektromiográf**nak, a vizsgálati módszert **elektromiográfiának (EMG)** nevezzük.



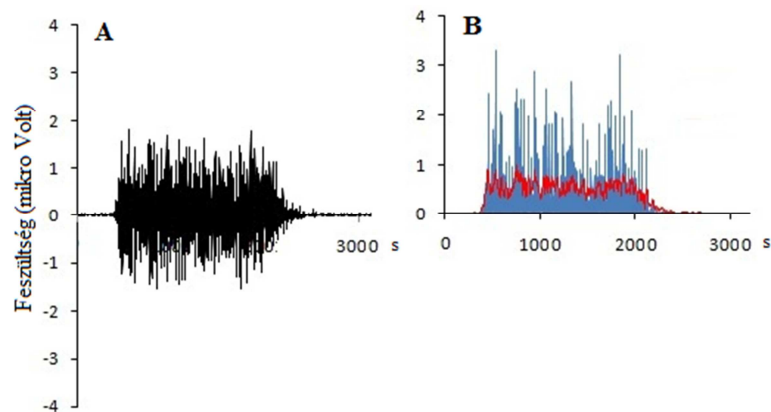
4.7. ábra. Elektromiográfia mérése felületi elektródák segítségével. A quadriceps izom erő kifejtésekor a vastus lateralis és medialis izmok felszínéről elvezetett feszültségjelek kerülnek elemzésre.

Az elektromiográfia nem közvetlenül az izmok erő kifejtésének kapacitását méri, hanem az azzal összefüggő idegi tevékenységet vizsgálja. Az idegi impulzusok erősségétől és sűrűségétől függ az izmok erő kifejtésének mértéke. Az EMG az izom elektromos aktivitását méri, vagyis azoknak az idegi impulzusoknak az összességét, amelyek az izmot elérik. A sporttudományban az EMG méréseket rendkívül jól vezető felületi elektródák segítségével végzik (4.7. ábra). Az elektródák az izom felszínén érzékelt igen alacsony feszültséget (mikro Volt nagyságrendű) egy erősítő felé vezetik, és a felerősített jeleket egy képernyőn jelenítjük meg, melyet **elektromiogrammnak** nevezünk (4.8. ábra). Ezt a nyers EMG jelet (raw EMG signal) számos matematikai műveletet követően (szűrés, simítás, rektifikálás) (4.9. ábra) számszerűsíthető adattá alakítjuk. Az elektromiogrammon ugyanazok a nagyságú hullámok azonos időintervallumokban ismétlődnek. A szűrés folyamata azt jelenti, hogy a nem vázizomra jellemző frekvenciájú hullámokat kivágjuk az elektromiogrammból (ilyen idegen hullám például a hálózati feszültség 50Hz frekvenciájú hulláma, amely megjelenhet az elektromiogrammon). A rektifikálás (négyzetre emelés) azt jelenti, hogy az elektromiogramm minden egyes pontját négyzetre emeljük, és ezzel csak pozitív értékeket kapunk. A simítás pedig azt jelenti, hogy a görbén több egymás utáni pont értékét átlagoljuk, így a görbén található durvább kiugrások kiegyenlítődnek.

Az egyik leggyakrabban alkalmazott adatfeldolgozási módszer az, amikor az EMG görbe alatti területet számoljuk ki (integrált EMG) (Váczi és mtsai 2011). Minél nagyobb a görbe alatti terület, annál erősebb idegi impulzusok érkeznek az izomhoz, amely általában nagyobb erő kifejtést is jelent.



4.8. ábra. Térdextensio közben regisztrált forgatónyomaték-idő görbe (1000 Hz mintavételi frekvencia) maximális akaratlagos izometriás erő kifejtés alatt Multicont II típusú dinamométeren (A). Az erő kifejtés közben regisztrált (1000 Hz mintavételi frekvencia), a dinamométerrel időben szinkronizált nyers EMG jel a vastus lateralis izom elektromos aktivitását mutatja (B).



4.9. ábra. Nyers EMG jel (A) feldolgozása (1000 Hz mintavételi frekvencia). A nyers adatsor minden adatának négyzetre emelése (rektifikálása; kék görbe) és simítása (piros görbe) lehetővé teszi, hogy az EMG jelet kvantitatívan elemezhessük. Ennél a példánál a piros görbe alatti terület kiszámolásával kapjuk meg az integrált EMG (iEMG) értéket, mely az erő kifejtés során bekapcsolt izomrostok szinkronizált működéséről ad információt.

Az EMG vizsgálatok előnye az, hogy az izom morfológiai (pl. keresztmetszet) és metabolikus (anyagcsere) folyamatai kizárva tudjuk vizsgálni az erő kifejtésért felelős idegi

mechanizmusokat. Meg tudjuk becsülni például, hogy egy edzésprogram mikor és milyen arányban okozott neurális adaptációt.

Az EMG-t használják még a fáradás vizsgálatára is. Amennyiben csökken az EMG jel erőssége, az a központi idegrendszer fáradását jelzi. Az izom fáradásáról részletesebben írunk egy későbbi fejezetben.

Az EMG vizsgálatokat huzalos elektródákkal is lehet végezni. Egy vékony huzalt vezetnek be az izom mélyére egy tű segítségével, amely elektródaként szolgál. Így a huzalos elektródával képesek vagyunk akár egyetlen motoros egység aktivitását is vizsgálni. Ilyen mérési eljárást inkább a tudományos alap kutatásokban és a klinikai vizsgálatokban alkalmaznak.

4.4. Az izom reflexmechanizmusai

Tankönyvünkben eddig az akaratlagos kontrakciókkal foglalkoztunk, de figyelembe kell vennünk, hogy számos mozgás során akaratlanul is működésbe lépnek izmaink. Előfordulhatnak olyan mozgásszituációk, amikor olyan gyorsan kellene cselekednünk, hogy azt akaratlagosan nem tudnánk megtenni. Ilyenkor a vázizom reflexszerű működésre is képes. *Az izom reflexműködése nem érintik a központi idegrendszer agykérgi részét, csupán a gerincvelőit, ezért a reflexet kiváltó inger és az arra bekövetkező válasz közötti eltelt idő (reflexidő) rendkívül rövid.*

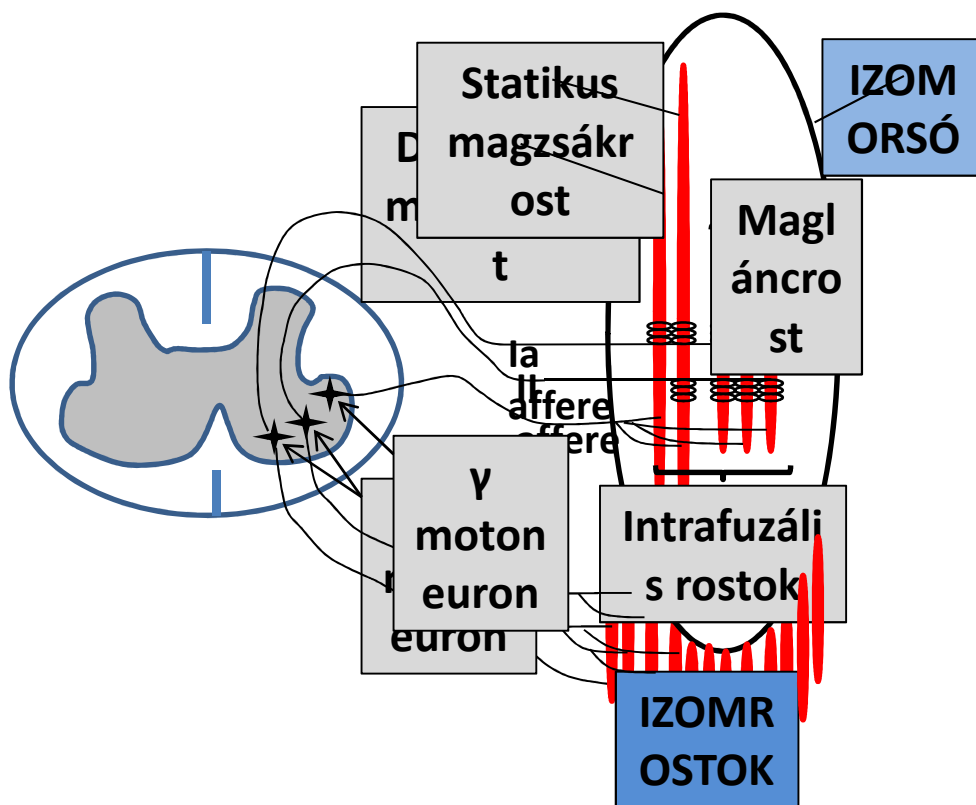
4.4.1. Az izomorsó működése: a nyújtási reflex

Számos reflexműködése van az izomnak (pl. fájdalomérző reflex, bőrérzékelési reflex) de mozgás- és sporttudományi szempontból az izom leggyakrabban vizsgált reflexe a **nyújtási reflex** (stretch reflex), vagy **miotatikus reflex** (myotatic reflex). A jelenség legegyszerűbben a patella reflexszel vizsgálható. Az ülő helyzetben lévő személytől azt kérjük, hogy a quadriceps izmot lazítsa el, majd egy kalapáccsal finoman a patella ínra ütünk. Az ütés után néhány ms elteltével a lábszár előre mozdul. De lássuk, hogy vajon milyen mechanizmuson keresztül valósul meg a nyújtási reflex.

A nyújtási reflex kétségtávol a legrövidebb idő alatt lezajló ingerlés-kontrakciós jelenség az izomban, hiszen monoszinaptikus kapcsolaton megy keresztül az ingerület. A reflex kiindulópontja az úgynevezett **izomorsó** (muscle spindle). *Az izomorsók olyan feszülésérzékeny receptorok, melyek az izom hosszváltozását érzékelik.* Nevéből adódóan orsó

alakú, 80-250 mikrométer vastagságú képződmények. Hosszuk azonban az 1 centimétert is elérheti. Az egész izomban találhatók elszórva, és az izom hirtelen megnyújtásakor elektromos impulzus formájában információt küldenek a központi idegrendszer gerincvelői része felé.

Az izomorsót (4.10. ábra) kívülről az **extrafuzális rostok** (extrafusal fibers) veszik körbe. Ezek rögzítik az izomorsót az izom többi részéhez, így a nyújtásból adódó mechanikai erő (feszülés) közvetítésében játszanak szerepet. Az izomorsón belül a feszülésre érzékeny intrafuzális rostok találhatók. Ezeknek három típusa van: 1. **dinamikus magzsákcrost** (dynamic nuclear bag), 2. **statikus magzsákcrost** (static nuclear bag), 3. **magláncrost** (nuclear chain fiber). *Mindhárom intrafuzális rost középső részét az Ia típusú afferens axon elágazó idegvégződése veszik körbe, melyek spirálszerűen rátekerednek a rostokra. A II-es típusú afferens axon azonban csak a statikus magzsákcrostra és a magláncrostra tekeredik rá, tehát kihagyják a dinamikus magzsákcrostot (ennek fontos szerepe van a nyújtás sebességének megkülönböztetésében). Ha a teljes izmot eredésénél és tapadásánál fogva megnyújtjuk, akkor az extrafuzális rostokkal együtt az intrafuzális rostok is megnyúlnak, és így az Ia és a II-es axonvégzésekben ingerület váltódik ki, mely akciós potenciálként elindul a gerincvelő hátulsó szarvába. Az ingerület egyetlen szinapszissal áttevődik a gerincvelő elülső szarvában található, úgynevezett **α motoneuronra** (vagy **α efferens**), amely a megnyújtott izomhoz visszaküldi az ingerületet és kontrakciót vált ki. A reflexkör, amely egy afferentációból és egy efferentációból áll, ezzel bezárul. A nyújtási reflex tehát az izom nyújtása miatt bekövetkező izomfeszülés, amely egyrészt az izom túlnyújtása elleni védelmet biztosítja, másrészt a testtartásban és az összetettebb mozgásoknál (pl. futás, ugrás) a koordinációban játszik fontos szerepet.*



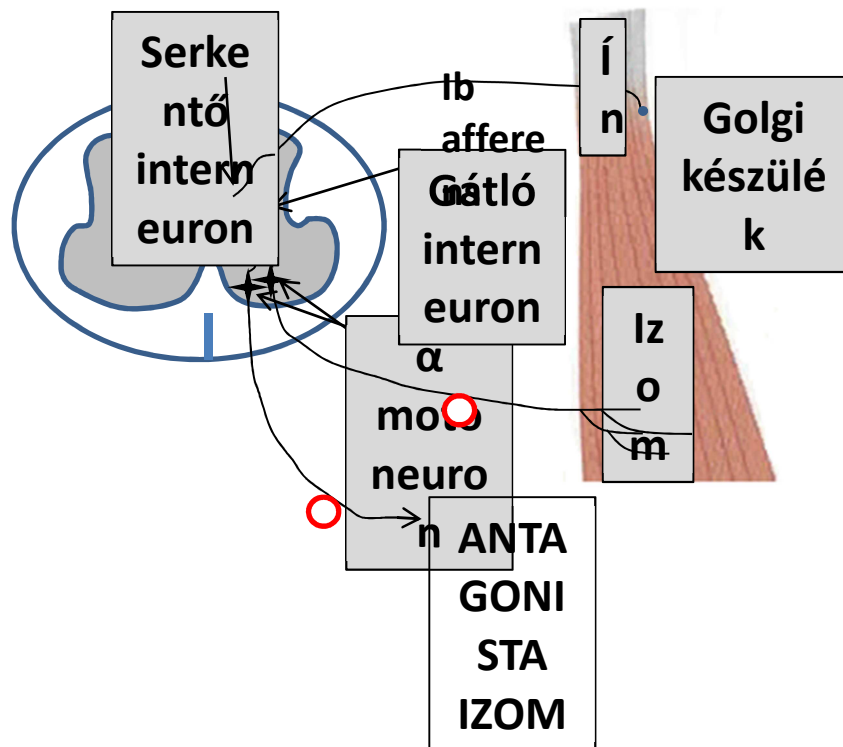
4.10. ábra. Az izomorsó és a nyújtási reflex működési sémája. Az izomorsó megnyújtásával az intrafuzális rostok (statikus magzsákrrost, dinamikus magzsákrrost, magláncrost) aktiválják az afferens axonokat (Ia és II-es axon). Az afferenseken haladó ingerület a gerincvelőben áttevődik az α motoneuronokra, amelyek így magukat az izomrostokat aktiválják, az izom megfeszül. A γ motoneuron az intrafuzális rostok érzékenységet állítja be, mely különböző edzésprogramok hatására jelentősen változhat.

A fentiekben említett reflexkör meg kell, hogy különböztesse a nagy sebességű (fázisos) nyújtást, valamint a nyújtás utáni állandósult, „megnyújtott” (statikus) állapotot. A nagy sebességű nyújtásokat mindhárom intrafuzális rost érzékeli, és az azokat körbevevő Ia afferensen elindulnak az akciós potenciálok a gerincvelőbe, majd az átkapcsolás után vissza az izomba. Minél nagyobb a nyújtás sebessége, annál nagyobb frekvenciával indulnak az akciós potenciálok, hiszen az izomnak annál nagyobb erővel kell majd ellenállnia a nyújtásnak. Tehát minél nagyobb sebességgel nyújtjuk az izmot, annál erősebb reflexválaszt kapunk (Kyrolainen és Komi, 1994). Ha azonban a megnyújtott állapotot megtartjuk, azt már csak a statikus magzsákrrost érzékeli, amelyből lényegesen kisebb frekvenciájú akciós potenciálok indulnak ki a gerincvelőbe és onnan az izomba.

4.4.2. Az ínorsó működése: a Golgi reflex

Az **ínorsók**, vagy az ismert Camillo Golgi után elnevezett **Golgi készülékek** (Golgi tendon organ) olyan izomreceptorok, amelyek lényegesebben egyszerűbb szerkezettel és

működési mechanizmussal rendelkeznek, mint az izomorsók. Maximális hosszuk meheközelítően 1 mm, átmérőjük 0,2 mm, tehát kisebbek, mint az izomorsók. Az ínorsók az izom és az ín átmeneti határán helyezkednek el. Valamennyi ínorsó kapcsolódik néhány izomrosthoz, ezek közvetítik az erőt az ínorsóra. Az ínorsót egyetlen axon, úgynevezett **Ib axon** hálózza be, és az ín feszülésekor ez közvetíti az információt a gerincvelőbe (4.11. ábra).



4.11. ábra. A Golgi reflex működési sémája. Az agonista izom aktív erő kifejtésekor a Golgi készülékben ingerület keletkezik, mely az Ib afferensen keresztül a gerincvelő hátsó szarvba jut, és egy serkentő interneuronon keresztül az antagonistát aktiváló α motoneuronra tevődik át (+): az antagonistát izom aktiválódik (antagonista co-kontrakció). Ugyanakkor az agonista izomhoz a gátló interneuronon keresztül nem jut további ingerület, megakadályozva az agonistát veszélyeztető további feszülést (-)

Az ínorsók működésére jellemző, hogy elsősorban nem az izom passzív nyújtására érzékenyek, hanem az izom akaratlagos megfeszítésekor bekövetkező, az inak megnyújtását előidéző megnyújtásra. Az ínorsók az izomrostokon keresztül mechanikai kapcsolatban állnak az egyes motoros egységekkel. Ha egy motoros egység aktív, akkor a hozzá tartozó ínorsó erről információt küld a központi idegrendszerbe. Ez a kapcsolat azt teszi lehetővé, hogy erő kifejtésünk mértékét szabályozni, kontrollálni tudjuk. Olyan mozgásoknál, vagy testtartásnál, ahol folyamatosan ugyanakkora erőt kell kifejtenünk (pl. karok megemelése és megtartása mozdulatlanul, vagy fekvőtámasz megtartása), az ínorsók által érzékelt feszülésből

a központi idegrendszer „informálódik” (afferentáció) és szabályozza, hogy mennyi motoros egységet aktiváljon (efferentáció) a kívánt erőszint fenntartásához.

Az ínorsók másik jelentősége abban rejlik, hogy a teljes izom nagy erejű megfeszítésekor gátolja egyes motoros egységek működését, tehát megakadályozza az izom további feszítését. Ugyanakkor facilitálja (serkenti) az ellenoldali (antagonista) izom motoros egységeit, hogy az agonista és antagonista izom által érintett ízületet stabilizálja. Túl nagy agonista erő kifejtés esetén ugyanis az ízületben olyan elmozdulás történhet, ami károsítja az ízület alkotórészeit. Ezt a jelenséget, tehát *amikor az agonista izom aktiválásával az antagonista izom is kismértékben aktiválódik antagonista co-kontrakciónak nevezzük* (antagonist co-activation). Minél nagyobb erővel feszítjük meg az egyik izmot, az antagonista annál nagyobb erővel fog aktiválódni.

A Golgi-reflex működése nyújt segítséget a közismert, nyújtó hatású gimnasztikában alkalmazott *PNF módszerben* (posztizometriás neuromuszkuláris facilitáció), melyet gyakran alkalmaznak az edzők, terapeuták (Hindle és mtsai, 2012). A PNF három fázisból áll: először az érintett izmot néhány másodpercig statikusan teljes erővel megfeszítjük, majd ellazítjuk, végül pedig statikusan nyújtjuk. A statikus előfeszítésre azért van szükség, mert hatására az ínorsók érzékenysége átállítódik. Így az ellazítás után következő statikus nyújtáskor kisebb a reflextevékenység, tehát kedvezőbb a nyújtó hatás.

4.4.3. A nyújtási reflex szerepe a mozgásszabályozásban

A nyújtási reflex és a Golgi reflex mechanizmusának ismerete fontos ahhoz, hogy megértsük az egyes **bemelegítő és nyújtó hatású gimnasztikai gyakorlatok** fontosságát és különbözőségét. *Ballisztikus, vagy utánmozgásos gimnasztikai gyakorlatoknál az izom nyújtása gyors és rövid ideig tart, ebben az esetben az izom erős kontrakcióval fog válaszolni.* Ezért ezek a gyakorlatok kevésbé alkalmasak az ízületi mozgástartomány növeléséhez, inkább bemelegítésre alkalmazzák a sportolók. *Statikus nyújtáskor (stretching) azonban csak a statikus magzsákróست vált ki reflexet, így az izom lényegesen kisebb erejű kontrakcióval fog ellenállni a nyújtásnak.* Ráadásul, ha a statikusan nyújtott állapotot hosszabb ideig (akár 20-30 másodpercig) megtartjuk, a magzsákróستból érkező afferens impulzusok egyre kisebb frekvenciával fognak érkezni, ennek következtében értelemszerűen az izom jobban ellazul. Ezek a gyakorlatok így alkalmasabbak a mozgástartomány növeléséhez, rendszeres gyakorlással jelentősen jelentős javulás érhető el. A stretchinget kisebb mértékben

alkalmazzák bemelegítésre, inkább különálló edzészészként (általában az edzések végén) végzik a sportolók.

*A nyújtási reflex kiváltható olyan gyakorlatokkal, amelyek **nyújtásos-rövidülésses kontrakciókból** állnak.* Ezt a kontrakció típust már korábban jellemeztük, és ismertettük, hogy egy rövid ideig tartó és gyors excentrikus, majd egy azt követő koncentrikus fázisból áll. Ilyen gyakorlatok a plyometriás gyakorlatok, vagyis az összes reaktív erőt fejlesztő ugró- és szökdelőgyakorlat. Amennyiben az izom nyújtása (vagyis az excentrikus fázis) ezeknél a gyakorlatoknál elég gyors, akkor működésbe lép a nyújtási reflex. Ezt úgy érhetjük el, ha a súlypontunkat gyorsan süllyesztjük az ugrás excentrikus fázisában, lassú súlypontosüllyesztéssel ugyanis nem váltódik ki a reflex. *Valamennyi nyújtásos-rövidülésses kontrakció során, ahol a nyújtás fázisa gyors, nyújtási reflex jön létre, és ez pozitívan befolyásolja az izom koncentrikus munkavégzését.*

Instabil helyzetekben, amikor az egyensúlyvesztés lehetősége fenn áll, a nyújtási reflexnek fontos szerepe van a testtartás szabályozásában. Különböző statikus és dinamikus instabil támaszhelyzetekben az agonista és antagonisták izmokban létrejövő erő kifejtés aránya határozza meg azt, hogy az instabil helyzetet fenn tudjuk-e tartani. Egy lábon állásnál például a frontális síkban a boka supinátor és pronátor izmai, míg a szagittális (oldal) síkban a plantarflexor és dorsalflexor izmok egyidejű működése stabilizálja a bokaízületet. A boka hirtelen billenésekor az egyik oldalon az izmok hirtelen megnyúlnak, ami kiváltja a nyújtási reflexet és az izom gyors aktivációját, ami stabilizálja a bokát. Dinamikus egyensúly megtartásában, mint például labdajátékokban végrehajtott irányváltásoknál, vagy egy lábról végzett ugrásoknál és leérkezéseknél is fontos szerepet tölt be a nyújtási reflexek bekapcsolódása. A közkezdelt propioceptív tréninget (proprioceptive training) ennek a képességnek a fejlesztésére alkalmazzák. Ezek olyan statikus és dinamikus egyensúlygyakorlatok, amelyeket általában instabil felületen, vagy instabil eszközök (pl. egyensúlyozó korong) segítségével végzik.

4.4.4. Az izomorsó érzékenységének beállítása

A nyújtási reflex mechanizmusában fontos szerepet játszik az úgynevezett **γ axon** (vagy **gamma efferens**). A γ axonok a gerincvelő szintén elülső szarvában található γ motoneuronokból indulnak ki, és az izomorsó intrafuzális rostjaihoz futnak (4.10. ábra). Az intrafuzális rostok érzékenységének beállítását végzik, tehát azt szabályozzák, hogy az izom

mekkora sebességű és milyen erősségű nyújtásra reagáljon kontrakcióval. A γ efferens, az Ia/II afferens, valamint az α efferens pályát γ huroknak nevezzük.

A nyújtási reflex számos edzésprogram hatására módosulhat akut vagy krónikus módon. Az egyszer elvégzett edzések után (akut hatás) a reflexválasz azonban nem csupán a gamma hurok átállításával módosulhat, hanem különböző kémiai (pl. kalciumkiáramlás) és mechanikai (pl. mikrosérülések) okok miatt változik. A kutatók azt tapasztalták, hogy *közvetlenül megerőltető állóképességi tevékenység (maratoni futás) után kisebb a reflexválasz*, ami a neuromuszkuláris rendszer fáradásával magyarázható (Avela és mtsai 1999a). Ez az állapot néhány napig fennmaradhat, amely már viszont az izom mikrosérüléseinek köszönhető. *Hasonlóan csökken az izom reflexválasza hosszantartó stretching után*, melyet azzal magyaráznak a kutatók, hogy az izomorsóban található intrafuzális rostok nyúlékonyabbakká válnak (Avela és mtsai 1999b). A reflexválasz erőssége függ az edzettségi háttértől. 16 hétig tartó erőfejlesztő edzés után csökken a reflex ereje, valószínűleg az *izomorsók érzékenysége csökkenése miatt* (Hakkinen és Komi, 1983). Állóképességi sportolóknál nagyobb izomorsó érzékenységet tapasztaltak, mint erősportot végző személyeknél (Kyrolainen és Komi, 1994).

ÖSSZEFOGLALÁS

- Anyagcsere folyamatok alapján lassú oxidatív (SO), gyors oxidatív-glikolítikus (FOG) és gyors glikolítikus (FF) izomrostokat különböztetünk meg.
- Miozin ATP-áz aktivitás alapján hét izomrostot különítünk el: I, IC, IIC, IIAC, IIA, IIAB és IIB. Ebben a sorrendben ezeknek a rostoknak a kontraktilitási sebessége és fáradási hajlama nő.
- Motoros egységnek nevezzük egy α motoneuron és az általa beidegzett izomrostok összességét. A motoros egységek egyidejű bekapcsolásával, melyet intramuszkuláris koordinációnak nevezünk, fokozhatjuk erő kifejtésünket, csökkenthetjük az erő kifejtés idejét.
- Fáradás szempontjából háromféle motoros egység típust különböztetünk meg: lassú (S), gyors fáradástűrő (FR) és gyors fáradékony (FF). A gyors motoros egységekhez vastagabb axon, vastagabb izomrost és több izomrost tartozik, így nagyobb és gyorsabb erő kifejtésre képesek a lassúakkal szemben.
- Ha erő kifejtésünk mértékét fokozatosan növeljük, akkor először a kisebb, lassabb egységek kapcsolódnak be, majd később a nagyobb, gyors egységek is. Ezt a jelenséget „méretelvnek” nevezzük.
- Az izmokhoz érkező elektromos impulzusok együttesét az izom elektromos aktivitásának nevezzük, melyet elektromiográfiával (EMG) vizsgálunk. Az EMG jel nagysága (amplitúdója) gyakran összefügg az izom erő kifejtésével.
- Az izom hirtelen megnyújtásakor az izom egyes feszülésérzékeny receptoraiból (izomorsókból) származó ingerület hatására az izom kontrakcióval válaszol, melyet nyújtási, vagy miotatikus reflexnek nevezünk.
- Az agonista izom nagyerejű megfeszítésekor a Golgi-reflex gátolja az izom további aktivációját, ugyanakkor serkenti az antagonist izom aktivációját, melyet antagonist co-kontrakciónak nevezünk.

Irodalomjegyzék

- Aagaard P, Andersen JL (1998) Correlation between contractile strength and myosin heavy chain isoform composition in human skeletal muscle. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 30, 1217-1222.
- Avela J, Kyröläinen H, Komi PV, Rama D (1999a) Reduced reflex sensitivity persists several days after long-lasting stretch-shortening cycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, 86, 1292-1300.
- Avela J, Kyröläinen H, Komi PV (1999b) Altered reflex sensitivity after repeated and prolonged passive muscle stretching. *Journal of Applied Physiology*, 86, 1283-1291.
- Armstrong RB, Saubert CW, Seeherman HJ, Taylor CR (1982) Distribution of fiber types in locomotory muscles of dog. *American journal of anatomy*, 163, 87-98.
- Bodine SC, Roy RR, Elder E, Edgerton VR (1987) Maximal force as a function of anatomical features of motor unit in the cat tibialis anterior. *Journal of Neurophysiology*, 6, 1730-1745.
- Brooke MH, Kaiser KK (1970) Muscle fiber types: How many and what kind? *Archives of Neurology*, 23, 368-379.
- Burke RE (1967) Motor unit types of cat triceps surae muscle. *Journal of Physiology (London)*, 193, 141-160.
- Engel WK (1962) The essentiality of histo- and cytochemical studies of skeletal muscle in the investigation of neuromuscular disease. *Neurology*, 12, 778-784.
- Gollnick PD, Sjödin B, Karlsson J, Jansson E, Saltin B (1974) Human soleus muscle: A comparison of fiber composition and enzyme activities with other leg muscles. *Pflügers Archiv*, 348, 247-255.
- Hakkinen K, Komi PV (1983) Changes in neuromuscular performance in voluntary and reflex contraction during strength training in man. *International Journal of Sports Medicine*, 4, 282-288.
- Henneman E, Somjen G, Carpenter DO (1965) Functional significance of cell size of spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, 28, 560-580.
- Hindle KB, Whitcomb, Briggs WO, Hong J (2012) Proprioceptive Neuromuscular Facilitation (PNF): Its Mechanisms and Effects on Range of Motion and Muscular Function. *Journal of Human Kinetics*, 31, 105-113.
- Johnson MA, Polgar J, Weightman D, Appleton D (1973) Data on the distribution of fiber types in thirty-six human muscles. *Journal of the Neurological Sciences*, 18, 111-129.
- Kyröläinen H, Komi PV (1994) Stretch reflex responses following mechanical stimulation in power and endurance trained athletes. *International Journal of Sport Medicine*, 15, 290-294.
- Lieber RL (2002) *Skeletal muscle structure, function, and plasticity*. 2. kiadás, Lippincott Williams and Wilkins, Baltimore, Philadelphia, pp 86-87.
- Lowe S, Waller GS, Trybus KM (1993) Skeletal muscle myosin light chains are essential for physiological speeds of shortening. *Nature*, 365, 454-456.
- Martin TP, Bodine-Flower S, Roy RR, Eldred E, Edgerton VR (1988) Metabolic and fiber size properties of cat tibialis anterior motor units. *American Journal of Physiology*, 255, C43-C50.
- Peter JB, Barnard RJ, Edgerton VR, Gillespie CA, Stempel KE (1972) Metabolic profiles on three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, 11, 2627-2733.
- Ranvier L (1873). Propriétés et structures différents des muscles rouges et des muscles blancs, chez les lapins et chez les raies. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences: D. Sciences Naturelles (Paris)*, 77, 1030-1034.
- Schiaffino S, Gorza L, Sartore S, Saggin L, Vianello M, Gundersen K, Lomo T (1989) Three myosin heavy chain isoforms in type 2 skeletal muscle fibers. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 10, 197-205.

- Staron RS, Hikida RS (1992) Histochemical, biochemical, and ultrastructural analyses of single human muscle fibers, with special reference to the C-fiber population. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 40, 563-568.
- VanBuren P, Waller GS, Harris DE, Trybus KM, Warshaw DM, Lowey S (1994) The essential light chain is required for full force production by skeletal muscle myosin. *Proclamation of the National Academy of Science*, 91, 12403-12407.
- Zappe HA, Maeda Y (1985). X-ray diffraction study of fast and slow mammalian skeletal muscle in the live relaxed state. *Journal of Molecular Biology*, 185, 211-214.

5. AZ ERŐKIFEJTÉS MECHANIKAI ASPEKTUSAI

Az eddigi ismereteink alapján beláthatjuk, hogy az izomrostok molekuláris szintű erő kifejtése bonyolult biokémiai és élettani folyamatok eredménye. Vajon mindez hogyan hat hétköznapi, vagy akár sportmozgásunkra, ahol saját testünk ellenállását, vagy külső terheket kell legyőznünk? Mégis hogyan lehetséges az, hogy az ember különböző feladatsituációkban csak kisebb erőt képes kifejteni, vagy esetleg kisebb sebességgel tudja mozgatni végtagjait? Nem szükséges magas szintű mozgástapasztalattal rendelkezünk ahhoz, hogy megítéljük, milyen mozgásokat, feladatokat tudunk elvégezni, és mindezeket milyen sebességgel. Az idős emberek például tisztában vannak azzal, hogy ha egy alacsonyabb székre ülnek le, akkor onnan nehezebben fognak felállni. Az emberek tapasztalatból tudják, hogy egy teher felemelése akkor végezhető el a legkisebb erő kifejtéssel, ha azt minél közelebb a testközéppontjához teszi meg, csökkentve ezzel a teher felemeléséhez szükséges forgatónyomatékot. A sportolók pedig tudatában vannak annak, hogy nagyobb súlyokat csak kisebb sebességgel tudnak mozgatni. Hogy mindezt megértsük, a következőkben a vázizom erő kifejtésének mértékét befolyásoló mechanikai tényezőket részletezzük.

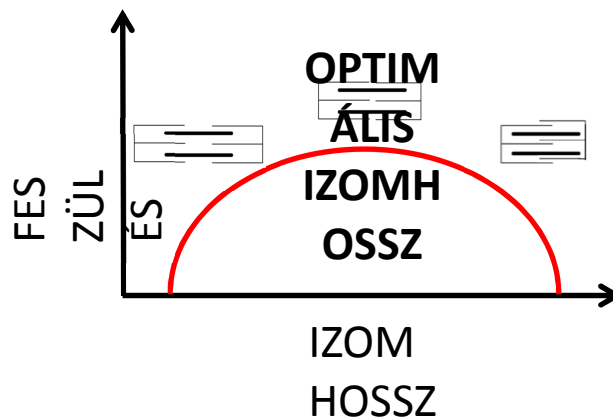
A teljes izom-ín rendszer kétféle módon tud erőt kifejteni: aktívan és passzívan. Ezeket az erő kifejtési módokat talán akkor értjük meg igazán, ha elképzeljük, hogy egy kipreparált izmot két ínvégződésénél rögzítünk. Ha az izmot elektromossággal ingereljük, akkor a kontraktilis fehérjék, vagyis az aktin és miozin közötti kereszthidak létrejönnek, így az ínak a rögzítés helyén húzóerőt fejtenek ki. Amennyiben az izmot nem ingereljük, hanem a két ínnál fogva elkezdjük nyújtani, ellenállást tapasztalunk, tehát az ínak megint csak erőt fejtenek ki a rögzítés helyére. Míg az első szituációban az izom aktívan (active force), ez utóbbiban passzívan (passive force) fejt ki erőt. Az izmok által képződött – akár aktív, akár passzív – húzóerőt a szakirodalom feszülésnek (tension) is nevezi.

5.1. Az aktív hossz-feszülés kapcsolat az izomban

Az izom **aktív hossz-feszülés kapcsolatának** (length-tension relationship) megértéséhez mindjárt a fentiekben említett példák egyikét használjuk fel. Nemcsak az idős emberek, de bárki elfogadja azt, hogy egy alacsonyabb székről nehezebben lehet felállni, ugyanis valamiért ebben a pozícióban kisebb erőt tudunk kifejteni. Hasonlóan a sportolók is

felismerték, hogy bizonyos testpozíciókban jóval kisebb erőt tudnak kifejteni, mint más pozíciókban. A mélyguggolás gyakorlatnál például köztudott, hogy kisebb súlyt tudunk mozgatni, mint a félguggolásnál. Ennek oka az, hogy az ízületek behajlításával és kinyújtásával változik az ízületet áthidaló izom hossza (rövidült, vagy megnyúlt állapotban van), és emiatt változik az erő kifejtő képessége.

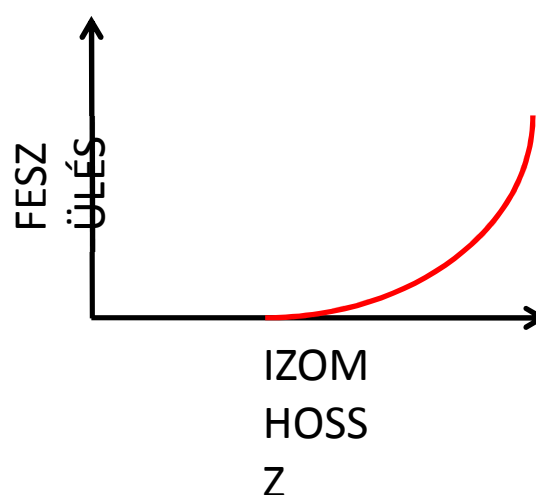
Magát a jelenséget az *aktív hossz-feszülés görbével* jellemzik (5.1. ábra), és a jelenség egyik okát a szarkomerek szerkezetében és működési jellegzetességében találjuk. Korábban már tárgyaltuk, hogy az aktív erő kifejtésért az aktin és miozin filamentumok közötti kapcsolat, a kereszthíd felelős. Huxley „csúszó filamentumok” elmélete szerint kontrakció közben a szarkomerek rövidülnek, mert a párhuzamos aktin és miozin szálak egymás mellett elcsúsznak a kereszthíd ciklusok révén. Ha egy kipreparált izomrostot annyira szétnyújtunk, amennyire csak lehetséges, akkor viszont a szarkomerek két vége olyan mértékben eltávolodik egymástól, hogy az aktin és miozin filamentumok között megszűnik az átfedés, vagyis nem tud kereszthíd létesülni. Márpedig ha nem létesül kereszthíd, akkor nincs aktív (!) erő kifejtés (aktív hossz-feszülés görbe leszálló ága). Amennyiben a szarkomerek rövidülnek, egyre több kereszthíd tud létesülni, hiszen az aktin és miozin filamentumok átfedettsége egyre nő. Ennek következtében az izomrost erő kifejtése is nő. Amikor a két filamentum teljesen átfedi egymást, akkor maximális számú kereszthíd létesülhet, és az izomrost által kifejtett erő is maximális lesz (aktív hossz-feszülés görbe csúcsa). Ezt a kutatók **optimális izomhossznak** nevezik. Amennyiben a szarkomerek tovább rövidülnek, a szarkomeren belül olyan kevés lesz a hely, hogy maguk az aktin molekulák is összezsúsznak, egymást átfedve. Az ilyen „dupla átfedésnél” a szarkomer két oldalán elhelyezkedő aktinok zavarják egymást a kereszthíd ciklusban, így az erő kifejtés ismét csökken (aktív hossz-feszülés görbe felszálló ága). Az izom **aktív hossz-feszülés kapcsolata** tehát azt jelenti, hogy az izom különböző hosszánál eltérően képes aktív erőt kifejteni az aktin és miozin molekulák átfedtségének arányában. Fontos megjegyeznünk, hogy az „aktív” szót azért használjuk, mert itt kizárólag a szarkomer aktin és miozin filamentumainak köszönhető akaratlagos (aktív) erő kifejtést befolyásoló mechanizmust tárgyaltuk. Tudniillik a szarkomerben található passzív (elasztikus) elemek is felelősek az erő kifejtésért, de ezt külön ismertetjük a következőkben.



5.1. ábra. Az izom aktív hossz-feszülés görbéje. A piros vonal az aktív erő kifejtés/feszülés mértékét jelöli, mely a szarkomerekben lévő aktin és miozin filamentumok átfedtségének mértékétől függ.

5.2. A passzív hossz-feszülés kapcsolat az izomban

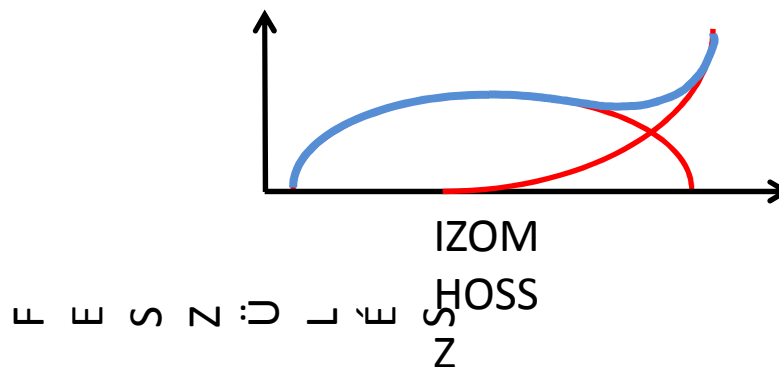
Már korábban említésre került, hogy ha egy izmot passzívan nyújtunk, akkor a nyújtás mértékének arányában fokozott ellenállás tanúsít. Ezt korábban már *passzív feszülésnek/erő kifejtésnek* neveztük, mely exponenciálisan nő a nyújtás mértékével (5.2. ábra). Az izom passzív feszülése a szarkomerek passzív elasztikus fehérjéinek köszönhető. Bár a titin rendkívül rugalmas fehérje, amely eredeti hosszához képest többszörösére is nyúlhat, a szarkomer szinte valamennyi fehérjére rendelkezik elaszticitással. Az izom tehát a nélkül is képes erőt kifejteni, hogy aktív lenne.



5.2. ábra. Az izom passzív hossz-feszülés görbéje. A passzív feszülésért/erő kifejtésében az izom összes elasztikus fehérjéje, elsősorban a titin játszik szerepet.

5.3. A az aktív és passzív hossz-feszülés kapcsolat együttes megjelenése

Mind az aktív, mind pedig a passzív izomfeszülésnek fontos szerepe van az emberi mozgásokban. Az izmok aktív erő kifejtéssel győzik le a külső és belső ellenállásokat a gravitáció ellen. Ilyenkor az izmok által kifejtett erő nagyságától függ, hogy egy terhet képesek vagyunk-e felemelni, vagy egyáltalán emelt állapotban csak megtartani. Ezzel szemben az izmok passzív erő kifejtése inkább az ízületek stabilizálásában, vagy az aktívan működő izmok lefékezésében, mint antagonista „fék” játszik szerepet. Ha az izmok elveszítenék ezt a passzív rugalmasságot, akkor a mozgások nem lennének annyira kifinomultak.



5.3. ábra. A vázizom aktív és passzív hossz-feszülés tulajdonságának együttes hatása. A kék vonal az aktív és a passzív feszülés értékeinek összegét mutatja.

Az aktív és passzív hossz-feszülés görbe kombinációját (5.3. ábra) talán ismét egy kipreparált izom modell alkalmazásával érthetjük meg a legkönnyebben. Ha az izmot egyszerre aktiváljuk is és nyújtjuk is, akkor rövidebb izomhossznál, vagyis a nyújtás elején a feszülést/erőkifejtést csak a kontraktilis izomfehérjék hozzák létre. Ha az aktív izmot tovább nyújtjuk, a szarkomerek annyira szétcsúsznak, hogy az erőkifejtés/feszülés csökken, de még a szarkomer passzív fehérjéi nem nyúltak meg kellőképpen. Még további nyújtás esetén viszont a szarkomer passzív elemei már egyre nagyobb ellenállást tanúsítanak, a feszülés ismét nő.

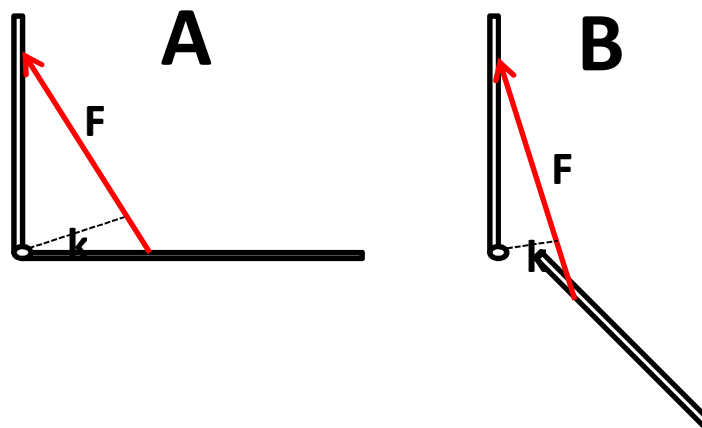
5.4. Az ízületi szöghelyzet és az erőkifejtés kapcsolata

Bár az izmok eredésüknél és tapadásuknál fogva erőt fejtenek ki, az erőkifejtés következtében az egyes csontokat elmozdítják. A csontok ízesülése mentén forgómozgás jön

létre, vagyis az izmok erejüknél fogva egy adott ízületben forgatónyomatékot hoznak létre. A **forгатónyomaték** (torque) olyan fizikai mennyiség, amely egy erőhatás által egy adott forgáspontban kifejtett forgatóképességet jelenti. A forgatónyomaték a ható erő és az erőkar hosszának szorzatával számolható ki az alábbiak szerint:

$$M (Nm) = F (N) \cdot k (m)$$

ahol M = forgatónyomaték, F = erőhatás, k = erőkar hossza. Az erőkar a forgástengelyből az erőhatás útjára merőlegesen húzott szakasz. Az 5.4. ábrán egy kedvező és egy kedvezőtlen ízületi szöghelyzet látható. Bár mindkét esetben az izomerő azonos, a kedvezőtlen szöghelyzetben az erőkar kisebb, így a keletkező M forgatónyomaték is kisebb.



5.4. ábra. Az ízületben keletkező forgatónyomaték kedvező (A) és kedvezőtlen (B) helyzete. F = az izom által kifejtett erő, k = erőkar.

Nem szabad figyelmen kívül hagynunk azt, hogy az *ízületi szöghelyzet változásával nemcsak az erőkar nagysága, hanem az izomhossz is változik*. És mivel az előzőekben már tisztáztuk, hogy az izom különböző hossz (aktin – miozin átfedettség) esetén különböző erőt fejt ki, ezért egy adott ízületi szöghelyzetben kifejtethető forgatónyomatékot nemcsak az erőkar, hanem az aktuális izomhossz is meghatározza. Az emberi szervezetben számtalan ízületi rendszerrel találkozunk és valamennyi sajátos forgatónyomaték – szöghelyzet görbével rendelkezik. Azt az *ízületi szöghelyzetet, amelyben a legnagyobb forgatónyomaték érhető el, optimális szöghelyzetnek* nevezzük (optimal joint angle). Térdíszítő izmok esetében ez kb. 60-80 fok, térdíflexoroknál pedig 10-20 fok.

5.5. Az erő-sebesség kapcsolat az izomban

Amikor az izom maximális ereje ugyanakkora, mint a legyőzendő ellenállásból adódó erő, akkor az izomban nem jön létre rövidülés, izometriás kontrakcióról beszélünk. Ezt az erőt P_0 -nak szokás jelölni az erő-sebesség kapcsolat magyarázatakor. Amennyiben csökkentjük az ellenállás nagyságát, az izomerő meghaladja a legyőzendő ellenállás erejét, vagyis az izom rövidül, koncentrikus kontrakciót végez. Megfigyelték, hogy minél kisebb ellenállást kell az izomnak legyőznie, annál nagyobb rövidülési sebességgel képest azt végrehajtani. A felfedezés Archibald Vivian Hill (1938), híres angol fiziológus nevéhez fűződik. Az izom ellenállás nélküli rövidülési sebességét *maximális rövidülési sebességnek* nevezzük, jelölése V_{max} . Az izom erő-sebesség összefüggése, mely hiperbolikus görbét mutat (5.5. ábra), az alábbiak szerint írhatjuk fel:

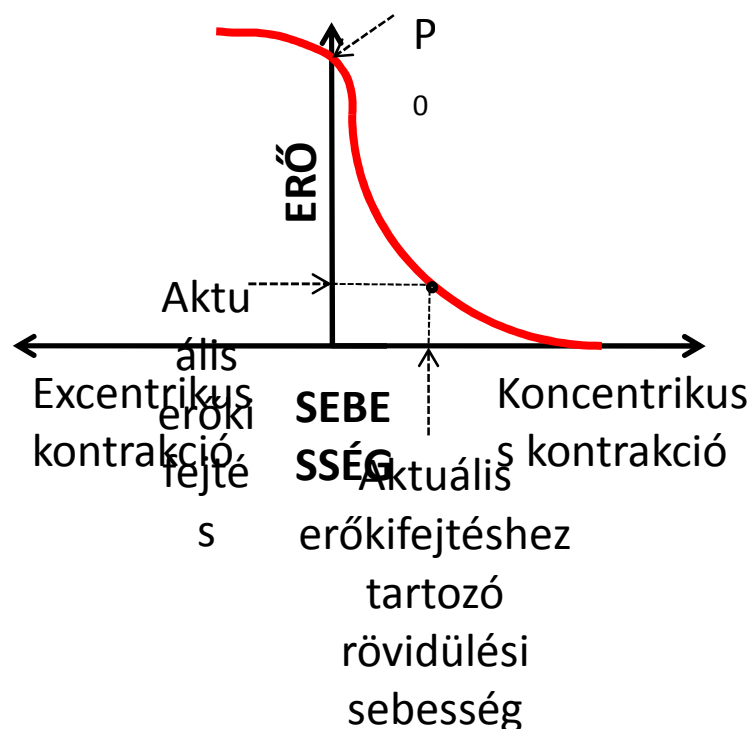
$$(P + a) v = b (P_0 - P)$$

ahol P = aktuális izomerő, P_0 = maximálisan elérhető izomerő, v = aktuális rövidülési sebesség. Az a és b kísérletek útján nyert konstansok, melyek az egyes izmokat jellemzik. Értéke általában 0,25. Az egyenlet és a görbe is mutatja, hogy amint növeljük a legyőzendő ellenállás nagyságát, az ellenállás lehetséges mozgatósi sebessége nagyságrendekkel csökken. Ugyanez fordítva is igaz: minél nagyobb sebességgel akarunk mozogni, annál kisebb ellenállás esetében tudjuk ezt véghezvinni. Képzeljük el, hogy egy sportoló maximum 100 kg tömegű súlyzót képes félguggolás helyzetben megtartani statikusan. Amennyiben 80 kg-ra csökkentjük a súlyt, képes lesz vele felállni, bár csak lassú sebességgel. Ha még kisebb súllyal terheljük, akkor képes lesz gyorsabban felállni. Egészen kis súllyal (pl. 30-40 kg-mal) már olyan nagy sebességgel képes felállni, hogy akár fel is tud ugrani vele. A Hill-összefüggés egyik legelfogadottabb magyarázata az, hogy *nagyobb sebességű kontrakcióknál a keresztídhid ciklusok létrejötte és megszűnése olyan gyorsan következik be, hogy az egyidejű keresztídhid-kapcsolatok száma jelentősen csökken*. És kevesebb keresztídhid-kapcsolat kisebb erő kifejtést eredményez. Az erő-sebesség görbe alakja függ az izom architektúrájától és a rosttípus aránytól is. Nagyobb arányú gyors izomrost esetén a görbe laposabb, vagyis az izom képes nagyobb ellenállást is nagy sebességgel mozgatni. A Hill-összefüggés hasznosíthatósága igen jelentős a gyorsereőt igénylő sportokban. Ezekben a sportágakban a fő edzéscél a görbe kiegyenesítése, vagyis hogy minél nagyobb ellenállást tudjanak a sportolók gyorsan mozgatni, amely lehet akár a saját testtömeg is (pl. sprinteknél, ugrásoknál). A Hill-görbén azonos ponthoz tartozó erő és sebesség értékek szorzatát **mechanikai teljesítménynek** (power) nevezzük. A mechanikai teljesítmény kiszámolása tehát az alábbiak szerint történik:

$$P(W) = F(N) \cdot v(m/s)$$

ahol P = mechanikai teljesítmény, F = erő, v = rövidülési sebesség.

A fent említett példánkhöz visszatérve, vajon mi történne, ha a sportoló által legyőzendő ellenállást 100 kg fölé emeljük, vagyis nagyobbra, mint amekkorát izometriásan képes megtartani. 120 kg ellenállást például képes lenne kontrolláltan leengedni, vagyis a sportoló izmai excentrikus kontrakciót végeznének. Az erő-sebesség összefüggés görbéjén látható, hogy *amennyiben a maximális izometriásnál még nagyobb erőt kívánunk kifejteni, azt már csak excentrikusan vagyunk képesek, vagyis az izom aktív nyúlásával*. Ilyenkor az izomban a kereszthidak nagy része nem válik szét úgy, mint a koncentrikus kontrakcióra jellemző ATP-függő ciklusban, hanem egy darabig ellenállnak a nyújtásnak, és végül a mechanikai erő hatására válnak szét. Ennek köszönhető, hogy általában *nagyobb erőt tudunk kifejteni excentrikusan, mint koncentrikusan*. Ugyanakkor a mikrosérülések oka is erre a kontrakció típusra vezethető vissza, melynek mechanizmusát a későbbiekben tárgyaljuk. A mai erőfejlesztési módszerek között igen népszerűvé vált az excentrikus erőfejlesztés, ugyanis gyors izomkeresztmetszet- és erőnövekedést lehet vele elérni.

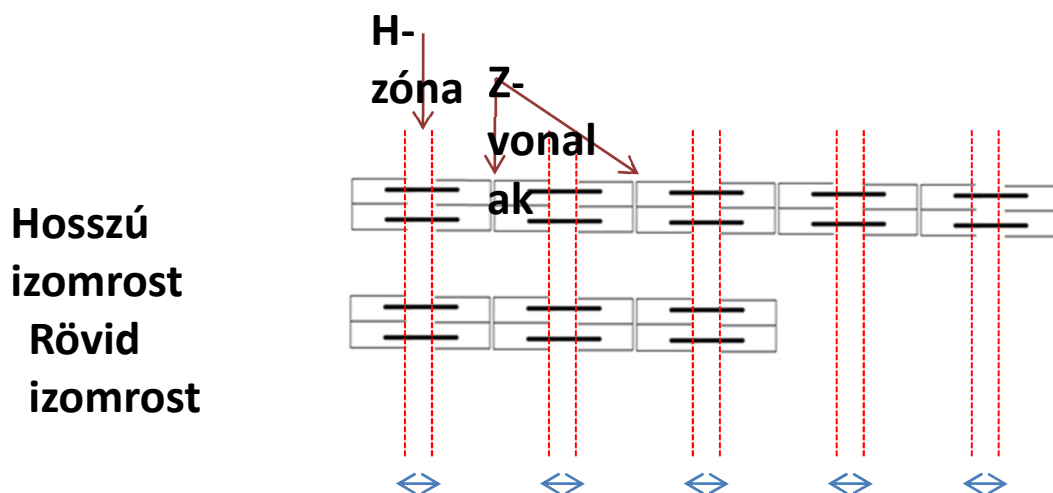


5.5. ábra. Az erő-sebesség összefüggés Hill (1938) alapján. P_0 = az izom maximális izometriás ereje.

5.6. Az izomrost hosszának és rövidülési sebességének kapcsolata

Az izomrost anatómiai hossza jelentősen befolyásolja annak maximális rövidülési sebességét. Általában a hosszabb izmok hosszabb izomrostokból állnak, a hosszabb izomrostokban pedig több a sorba kapcsolt szarkomer. Ha elképzeljük, hogy egy izomrostban valamennyi szarkomer egyszerre rövidül, akkor érthető, hogy *egy izomroston belül minél több a sorbakapcsolt szarkomer annál nagyobb lesz a rövidülési sebesség.* A szarkomerek rövidülése a Z vonalak közeledését és a H-zóna csökkenését jelenti (lásd: csúszó filamentum mechanizmus) és a Z vonalak elmozdulásának nagysága összegződik egy izomrostban (5.6. ábra).

Az orsó alakú izmokban hosszabb rostok találhatók, értelemszerűen ezek gyorsabban képesek rövidülni, mint a tollazott izmok, amelyek jóval rövidebb rostokat tartalmaznak. Általában a flexor izomcsoportok tartalmaznak hosszabb rostokat.



5.6. ábra. A szarkomerek rövidülésének mennyisége (kék nyíl). A hosszabb izomrostokban több szarkomer található, így ugyanannyi idő alatt egyszerre több szarkomer rövidülhet meg: nagyobb a rost rövidülési sebessége.

5.7. Elasztikus energia tárolása az izomban

Megfigyelték, hogy az izom a koncentrikus fázisban nagyobb erő kifejtésére képes akkor, ha azt viszonylag nagy sebességű excentrikus fázis előzi meg (Cavagna és mtsai 1986), ezáltal növelve az izom pozitív munkavégzését. Ennek az egyik oka az, hogy ha az aktív izmot megnyújtják, akkor a koncentrikus fázis elején az izom feszülése nagyobb, mint akkor, ha az izom csak koncentrikusan kontrahálódik. Az izmok passzív, elasztikus elemei nyújtás alatt képesek elasztikus energiát tárolni, amelynek egy részét a koncentrikus fázis alatt vissza

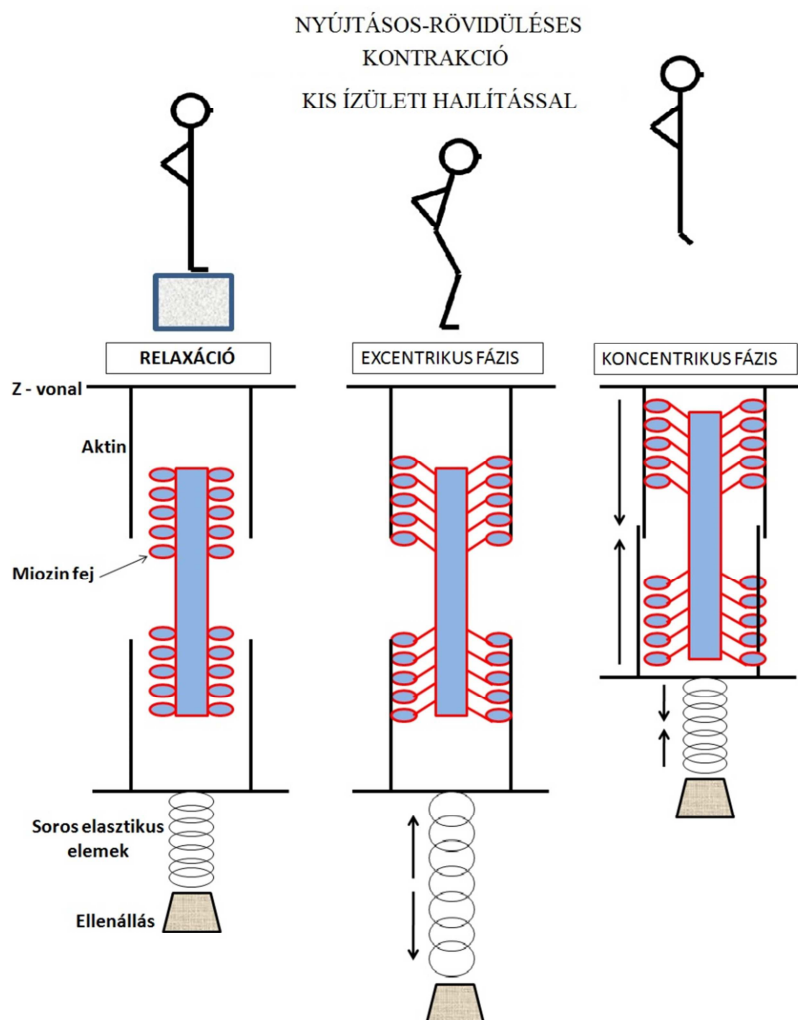
lehet nyerni és így az izom nagyobb munkavégzésre lesz képes (Cavagna és mtsai 1986). Mindezek a tényezők lehetővé teszik, hogy edzett egyéneknél az ilyen nyújtásos-rövidülési ciklust alkalmazva a függőleges felugrás eredményessége előzetes térdhajlítással akár 6 cm-rel is nagyobb lehet (Komi és Bosco 1978), mint statikus guggolás helyzetéből felugorva.

Fontos megemlíteni azonban, hogy a nyújtásos-rövidülési ciklus létrejöttéhez az excentrikus fázisban az izomnyúlásnak rövid ideig kell tartania ahhoz, hogy az kedvezzen az izom teljesítményének. Ellenkező esetben, amikor az excentrikus fázis viszonylag lassú, akkor a nyújtásos-rövidülési kontrakció nem jöhet létre, ilyenkor normál excentrikus-koncentrikus kontrakcióról beszélünk. Ez a fajta kontrakció jellemző például egy súly lassú, kontrollált leengedése és felemelése közben.

Hogyan modellezhetnénk a nyújtásos-rövidülési kontrakciót? Nyújtásos-rövidülési kontrakció során az izom-ín rendszerre hirtelen akkora erőhatás hárul, hogy ezt az ellenállást csak excentrikus működés során vagyunk képesek „lefékezni”. Ez jól érzékelhető például, ha egy emelvénnyel leugrunk azzal a szándékkal, hogy a talajfogás után azonnal felugrunk. A nyújtásos-rövidülési ciklust és az elasztikus energiatárolási képességet a kutatók általában felugrástesztekkel vizsgálják, mint ahogyan azt a fentiekben is láttuk. A nyújtásos-rövidülési kontrakció modellezéséhez Kopper és mtsai (2014) munkáját használjuk. Az 5.7. ábra illusztrálja az izom-ínrendszer működési modelljét nyújtásos-rövidülési kontrakció (jelen példában a mélybeugrás felugrás gyakorlat) alatt. A talajfogás pillanatában, de egyes kutatók szerint még néhány milliszekundummal korábban (pre aktiváció; pre-activation) az izom kontraktilis elemei előfeszülnek (kereszthidak létesülnek). A súlypont süllyesztése (excentrikus fázis) úgy megy végbe, hogy a kontraktilis elemekben az aktin-miozin átfedtség nem változik (mondhatnánk, hogy izometriás feszülés létesül), viszont a soros elasztikus elemek jelentősen megnyúlnak. A megnyúlás miatt elasztikus energia tárolódik. A súlypont a legmélyebb pontra történő süllyedése után megkezdődik emelkedése (koncentrikus fázis). A koncentrikus fázisban mind az elasztikus, mind pedig a kontraktilis elemekben rövidülés jön létre, amely a felugrást lehetővé teszi. Ráadásul a kontraktilis elemek energiaigényes (ATP függő) koncentrikus munkavégzéséhez hozzájárul az elasztikus elemekben tárolt és felszabaduló elasztikus energia (ami biokémiai energiát nem igénylő folyamat).

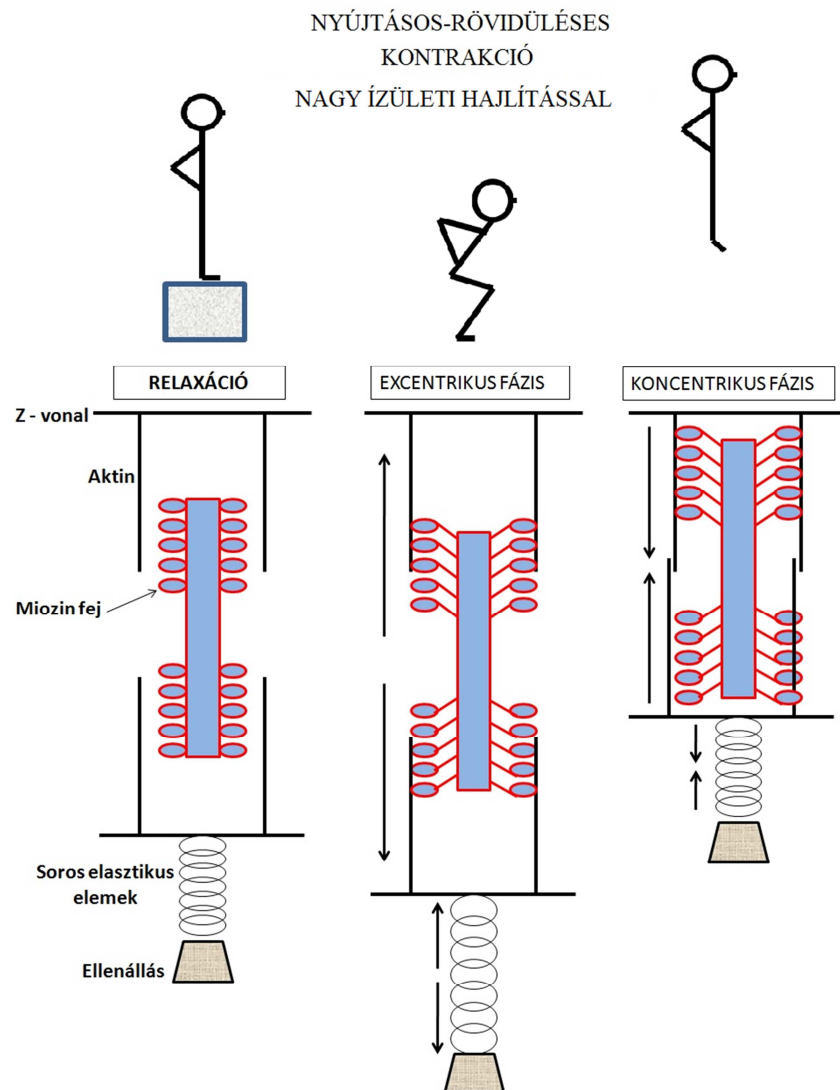
A kutatók általában kétféle mélybeugrás tesztet vizsgálnak: a talajfogásnál kicsi, vagy nagy ízületi hajlítással végrehajtott ugrásokat. A kis ízületi hajlításnál a sportoló arra törekszik, hogy a talajfogás után minél rövidebb idő alatt hajtsa végre a felugrást (5.7. ábra). A nagy ízületi hajlítással végrehajtott ugrásnál viszont a sportoló a talajfogáskor jobban

süllyeszti súlypontját (5.8. ábra), így a felugrást egy mélyebb pozícióból kezdi meg. Jelen tankönyvben nem foglalkozunk azzal és annak magyarázatával, hogy melyikkel lehet nagyobbat ugrani és miért, mert ez a leugrás magasságától jelentősen függ. Viszont fontosnak tartjuk megjegyezni, hogy a rövid ideig tartó talajkontakt (vagyis az talajfogás utáni azonnali felugrás szándék) során nagyobb az elasztikus energiatárolás (Kopper és mtsai, 2014), mint a hosszabb ideig tartó és nagyobb súlypontosüllyesztéssel végzett ugrásnál. Ez utóbbinál ugyanis kisebb az izom előfeszülése (pre aktivációja), ami miatt a kontraktilis fehérjék kissé eltávolodnak egymástól, és ami miatt kisebb lesz az elasztikus elemek megnyúlása. Számos szerző is javasolja, hogy a pliometriás gyakorlatokat rövid ideig tartó talajkontakttal érdemes végezni az elasztikus energiatárolási képesség növelésére.



5.7. ábra. Kontraktilis és elasztikus izomrészek modellezése *kis ízületi hajlítással* végzett mélybeugrás (nyújtásos-rövidüléses kontrakció) közben. Az ábra bal oldalán található izom inaktív, csupán a testtartáshoz elegendő izomerő kerül kifejtésre (a sportoló felkészült a leugráshoz). A középső izommodellben (talajfogás és súlypont süllyesztése) kereszthidak létesülnek, az aktin és miozin filamentumok nem csúsznak el (izometriás előfeszülés), mert jelen ábrán a kis ízületi hajlítással végzett mélybeugrást modellezzük. Az elasztikus elemek

megnyúlnak, jelentős elasztikus energiát tárolva. A jobb oldali izommodellben az elasztikus és kontraktilis elemek egyaránt rövidülnek, a súlypont nagy gyorsulással elindul felfelé, megtörténik a felugrás.



5.8. ábra. Kontraktilis és elasztikus izomrészek modellezése *nagy ízületi hajlítással* végzett mélybeugrás (nyújtásos-rövidüléSES KONTRAKCIÓ) közben. Az ábra bal oldalán található izom inaktív, csupán a testtartáshoz elegendő izomerő kerül kifejtésre (a sportoló felkészült a leugráshoz). A középső izommodellben (talajfogás és súlypont süllyesztése) bár kereszthidak létesülnek, az aktin és miozin filamentumok eltávolodnak egymástól, mert jelen ábrán a nagy ízületi hajlítással végzett mélybeugrást modellezzük. Az elasztikus elemek is kissé megnyúlnak, csekély elasztikus energiát tárolva. A jobb oldali izommodellben az elasztikus és kontraktilis elemek egyaránt rövidülnek, a súlypont nagy gyorsulással elindul felfelé, megtörténik a felugrás.

A fentiekben leírt mechanizmus alapján érzékelhető, hogy a gyors, ciklikus jellegű nyújtásos-rövidüléSES KONTRAKCIÓkból álló mozgások során a nagy mechanikai munkavégzés ellenére csekély az energiafelhasználás. Amikor ugrókötelet hajtunk, a mechanikai munkavégzés nagy, hiszen felugrásokat végzünk, de ehhez képest a mozgás metabolikus

igénye kevés (enyhén emelkedik a szívfrekvencia és a tejsavsztint). Nagyobb elasztikus energiatárolási lehetőségünk van akkor, ha valamilyen rugalmas felületen végzünk mozgást, például gumiasztalon, vagy ha például kangoo cipővel ugrálunk. Egyes emlősállatok alsó végtagi izomzatához rendkívül hosszú inak párosulnak (pl. impala, antilop), mely a nagy sebességű futások ellenére gazdaságos energiafelhasználást jelent, lehetőséget adva hosszabb ideig tartó menekülésre.

A nyújtásos-rövidülésses ciklust sajátos idegrendszeri tevékenység vezérli. *Rövid ideig tartó, de jól időzített elektromos impulzusok lehetővé teszik, hogy az energiafelhasználás minél kisebb legyen (alacsony ATP igény), és az inakban tárolt elasztikus energia minél jobban hasznosuljon.* A sportolók által közkedvelt szökdelő- vagy ugrógyakorlatok ezt a képességet kiválóan fejlesztik. Több kutató is igazolta, hogy plyometriás edzés hatására javul a futás gazdaságossága, vagyis egy ilyen program után ugyanakkora távot ugyanakkora sebességgel kisebb oxigénfogyasztás mellett tudunk teljesíteni. Az elasztikus energiatárolási képesség még olyan alacsony sebességű mozgásnál is jelentősen hozzájárul a gazdaságosságához, mint a járás.

ÖSSZEFOGLALÁS

- Az izom aktív erő kifejtése függ az aktuális izomhossztól, mivel eltérő izomhossznál különböző az aktin-miozin átfedés mértéke.
- Az izom a passzív nyújtáskor feszüléssel válaszol, mely a nyújtás nagyságával arányosan nő.
- Minél nagyobb az izom rövidülési sebessége, annál kisebb erőt képes kifejteni. Ezt az izom erő-sebesség összefüggésének nevezzük.
- Mechanikai teljesítmény alatt az izom aktuális rövidülési sebességének és erő kifejtésének szorzatát értjük.
- Hosszabb izomrostok rövidülési sebessége nagyobb, mint a rövideké, mert több sorbakapcsolt szarkomer található benne, melyek egyidejűleg rövidülnek.

Irodalomjegyzék

- Cavagna G, Dusman B, Margaria R (1986). Positive work done by a previously stretched muscle. *Journal of Applied Physiology*, 24, 21-32.
- Hill, A.V. (October 1938). "The heat of shortening and dynamics constants of muscles". *Proc. R. Soc. Lond. B* (London: Royal Society) 126, 136–195.
- Komi PV, Bosco C (1978) Utilization of stored elastic energy in leg extensor muscles by men and women. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 10, 261-265.
- Kopper B, Csende Z, Trzaskoma L, Tihanyi J (2014) Stretch-shortening cycle characteristics during vertical jumps carried out with small and large range of motion. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 24, 233, 239.

6. A VÁZIZOM ALKALMAZKODÓ-KÉPESSÉGE

A szervezetet érő szokatlan ingerek a szervezet módosított működését váltják ki. Az ingerek erőssége, időtartama, vagy gyakorisága határozza meg azt, hogy érintett szerv milyen mértékben alkalmazkodik. *A szokatlan ingerekre bekövetkező változásokat az emberi szervezetben alkalmazkodásnak, adaptációnak nevezzük.* A vázizom alkalmazkodó képessége rendkívül sokrétű. Amennyiben a neuromuszkuláris rendszert rendszeres edzésingerek érik, vagyis fizikai aktivitást végzünk, azok fáradással, regenerációval, majd hosszútávú alkalmazkodással fognak válaszolni. Ahhoz, hogy tartós erőnövekedés következzen be, a neuromuszkuláris rendszert az addiginál erősebb ingerek kell, hogy éri. Alacsony intenzitású ingerek esetén az adaptáció elmarad, vagy akár csökkenhet is erő kifejtő képességünk. Szokatlan ingerek tartós hiányában (fizikai inaktivitás, immobilizáció) a neuromuszkuláris rendszer csökkentett működési kapacitással fog rendelkezni. Az izom és az azt mozgató idegrendszer akut és hosszútávú alkalmazkodó képességéről szól ez a fejezet.

6.1. Akut változások erőedzés hatására

6.1.1. Fáradás

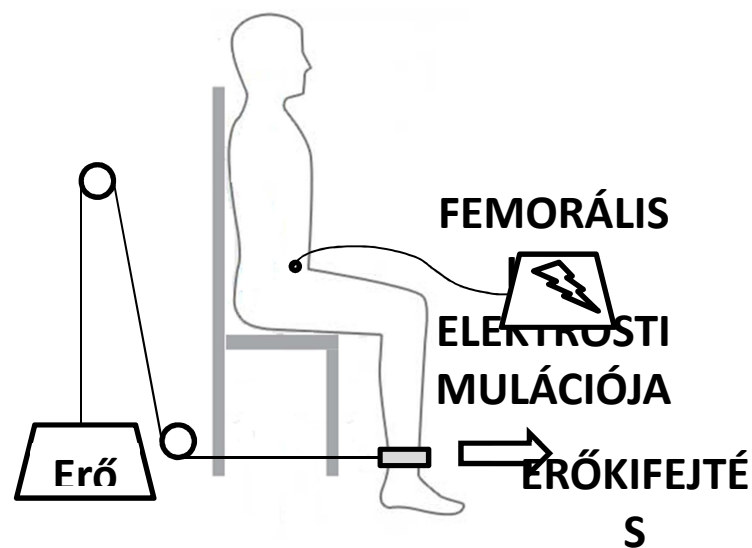
Bármely fizikai aktivitás hosszantartó végzésekor fáradást tapasztalunk, melynek oka és tünete eltérő lehet. Valamennyien tisztában vagyunk azzal, hogy nagyobb erő kifejtéskor hamarabb, kisebb erő kifejtéskor viszont később következik be a fáradás. *A fáradás fizikai aktivitás hatására bekövetkező csökkenés az erő kifejtő képességben.* Az erő csökkenése a teljes neuromuszkuláris rendszer valamely szakaszán (központi idegrendszer, perifériás idegek, izom) bekövetkező élettani változások/módosulások eredménye. Felhívjuk a figyelmet azonban, hogy az erő kifejtő képesség szorosan összefügg az aktuális érzelmi/pszichikai állapottal, így a fáradás nem kizárólagosan akut élettani változásoknak köszönhető. Élettani szempontból a fáradásnak két típusa ismert, a centrális és perifériás fáradás.

Centrális (központi) fáradás (*central fatigue*) alatt a motoros agykéreg akaratlagos működtetésében bekövetkező elégtelenséget értjük (Taylor és Gandevia, 2008). Centrális fáradáskor a motoros agykéreg és a neuromuszkuláris szinapszis közötti szakaszon következnek be élettani módosulások. Tehát az idegrendszer csökkent működése, elsősorban

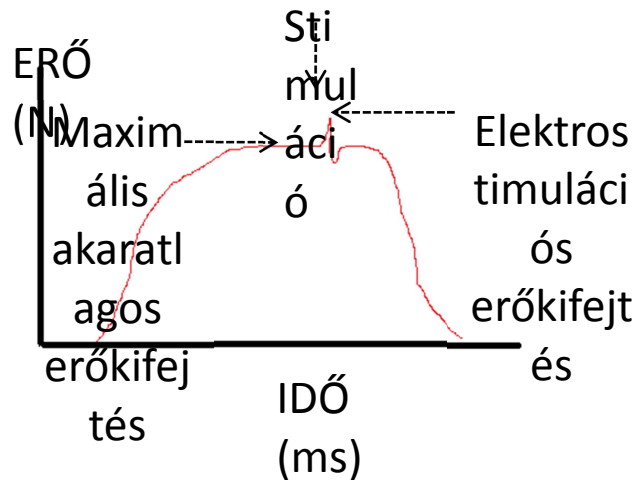
ingerületvezetési problémák miatt következik be az erővesztés. Az agykéregből kiinduló neurális drive romlik, az akaratlagos erő kifejtés csökken, az ingerületvezetés sebessége csökken. Az izmot kisebb sűrűségű és erősségű akciós potenciálok érik. Az okok az alábbiak lehetnek:

- Az akaratlagos erő kifejtés központjának, a motoros agykéregnek a csökkent ingerelhetősége.
- Az ingerületvezetéshez szükséges elektrolitok koncentrációjának csökkenése.
- Az idegsejtek közötti szinapszisban a mediátor/ingerületátvivő anyagok koncentrációjának csökkenése.
- Oxigénhiányos állapot.
- Vércukorszint csökkenése.

A centrális fáradás vizsgálatában két közismert módszert alkalmaznak. Az egyik ilyen módszer az **elektrostimulációs technika** (twitch interpolation technique). Ennél a módszernél a vizsgált izommal teljes erejű akaratlagos kontrakciót végez a vizsgált személy, és az erő kifejtés mértékét dinamométerrel, vagy valamilyen egyéb erőmérő berendezéssel mérjük (6.1. ábra). Az erő kifejtés csúcsán az izom motoros idegét egy bizonyos áramerősséggel közvetlenül stimuláljuk, és megfigyeljük, hogy a stimuláció hatására növekszik-e az erő kifejtés. Amennyiben növekedést tapasztalunk, az arra utal, hogy a központi idegrendszer jelent akadályt az erő kifejtésben, hiszen az akaratlagoson túl külső stimulációval még fokozható az erő kifejtés (6.2. ábra). *Ha edzés hatására a stimulációs erő kifejtés és az akaratlagos erő kifejtés különbsége nő, centrális fáradás következett be.*

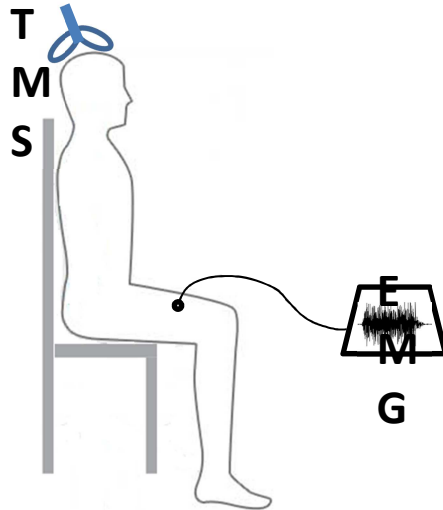


6.1. ábra. A quadriceps femoris izom idegének elektrostimulációja maximális akaratlagos erő kifejtés közben a centrális fáradás mértékének meghatározására.



6.2. ábra. A quadriceps femoris által kifejtett erő görbéje az idő függvényében. A vizsgált személy maximális akaratlagos erőt fejt ki, majd az erő kifejtés csúcsának elérésekor a femorális ideg stimulációjával az erő kifejtés még tovább növelhető. Minél nagyobb a két érték különbsége, annál erősebb a centrális fáradás.

Az elektrostimulációs technika hátránya az, hogy csak közvetve utal a centrális paraméterek módosulására, valamint az, hogy az akaratlagos erő kifejtés maximuma csak rendkívül motivált állapotban érhető el. Az 1980-as években fejlesztették ki az **agykérgi mágneses stimulációt** (transcranial magnetic stimulation, **TMS**) eljárást (Barker és mtsai, 1985), amellyel közvetlenül vizsgálhatók a corticospinális szakaszon bekövetkező változások. Az eszköz fájdalommentesen alkalmazható, ugyanis nem elektromos árammal, hanem mágneses mezővel ingerli a motoros agykéreg sejtjeit. Az idegsejtekben létrejövő mesterséges ingerület ezután a gerincvelőn és a perifériás idegen keresztül a célizom felé halad, ahol az elektrostimulációs technikához hasonlóan EMG-vel rögzítjük a jelet (6.3. ábra). Az adott izomhoz tartozó agykérgi motoros mező (motor area) megkeresése manuálisan történik. A mágneses impulzus kiváltásával az izom felületére helyezett EMG elektródákkal *motoros potenciált* (motor evoked potential) mérünk. A *motoros potenciál amplitudójának csökkenése, az ingerületvezetési sebesség csökkenése, valamint az agykéreg motoros ingerelhetőségének csökkenése centrális fáradásra utal. Agykérgi motoros mező ingerelhetősége* (motor threshold) alatt azt a legkisebb intenzitású mágneses impulzust értjük, amely már ingerületet vált ki az agykéregben.



6.3. ábra. Agykérgi mágneses stimuláció (TMS) a centrális fáradás vizsgálatára. Az agykéreg quadriceps femoris izomhoz tartozó motoros mezéjének mágneses ingerlése akciós potenciált vált ki a motoros idegben. Az ingerület a gerincvelőn és a perifériás idegen keresztül jut el a quadricepshez, ahol EMG készülékkel detektáljuk annak megjelenését.

Perifériás fáradásnak (*peripheral fatigue*), vagy **izomfáradásnak** nevezzük az izom erő kifejtésében bekövetkező csökkenést, melyet a neuromuszkuláris szinapszis utáni szakaszon, vagyis a vázizomban történő élettani módosulások okoznak. A perifériás fáradás következtében az ingerlés-kontrakció folyamata romlik. Ennek számos oka lehet. Nagy intenzitású fizikai aktivitás esetén az energiaraktárak (ATP, glikogén) gyorsan kimerülnek és fokozódik a tejsavtermelés is. A pH csökkenése miatt nagyobb lesz a kontrakció kalciumigénye is, amely egyébként is kisebb mennyiségben áramlik ki a szarkoplazmatikus retikulumból. A kalcium troponinhoz való kötése is jelentősen gátolt. Mindez együttesen kevesebb kereszthíd létesülését és az erő kifejtés csökkenését eredményezi. Végül az izom mikrosérülései is hozzájárulnak az erőcsökkenéshez. A mikrosérülést szenvedett miofibrillumok ugyanis ideiglenesen kikapcsolnak, nem vesznek részt az izomműködésben, és ez az állapot akár napokig is eltarthat.

A perifériás fáradást a fentiekben említett elektrosimulációval vizsgáljuk, itt azonban az izmot nyugalomban stimuláljuk. Az eljárás során a nyugalomban stimulált izomban bekövetkező izomrángás erejét (*twitch force*) mérjük. Amennyiben az izomrángás ereje csökken, perifériás fáradás következett be (Taylor és Gandevia, 2008).

A centrális és perifériás fáradás kölcsönhatásban áll egymással. Perifériás fáradás miatt például a központi „drive” is hanyatlik. A kétféle fáradás általában együtt következik be, de különböző típusú edzések után ezek súly eltréhet.

6.1.2. Mikrosérülések és regeneráció

Az edzés, különösen az erőedzés után az izmokban fellépő izommerevség, izomfájdalom (izomláz) biomechanikai és élettani okainak feltárására intenzív kutatások folytak. Annak érdekében, hogy bizonyos nagyságú erőnövekedést érzünk el, valamilyen mértékben túl kell terhelnünk izomzatunkat. Élettani szempontból, *ahhoz, hogy edzésadaptációt, erőnövekedést hozzunk létre, az izomzatot olyan ingereknek kell érni, melyek meghaladják annak aktuális kondicionális állapotát.* Ez a bizonyos „túlterhelés” igen gyakran izomfájdalommal jár. De vajon mi okozhatja ezt a fájdalmat? Miért nem közvetlenül az edzés után jelentkezik, hanem néhány órával, vagy akár napokkal később? Az edzés által okozott izomfájdalom kialakulásának mechanizmusát kívánjuk értelmezni ebben az alfejezetben. Előtte azonban definiálnunk kell a különböző izomfájdalom típusokat, mivel ezek kialakulásának az oka eltérő. Az izomfájdalmakat Safran és mtsai (1989) alapján az alábbiak szerint tipizáljuk:

I-es típusú izomfájdalom, hétköznapi szóval **izomláz** (delayed onset muscle soreness): szokatlan izommunka következtében kialakuló mikrosérülések hatására fellépő izomfájdalom, diszkomfort érzés, amely nem közvetlenül az izommunka után, hanem azt követően 24-48 órán belül alakul ki. Erre utal az angol „delayed” kifejezés is. A fájdalom mozgás közben, vagy mechanikai nyomás alatt érzékelhető.

II-es típusú izomfájdalom: az izomban valamilyen sérülés, trauma hatására (izom, vagy fascia részleges, vagy teljes szakadása) bekövetkező fájdalom, amely érzékelhető nyugalomban, mozgás közben, vagy mechanikai nyomásra.

III-as típusú izomfájdalom: izommunka alatt, vagy közvetlenül azt követően fellépő görcsszerű, fáradásból adódó fájdalom. Ez elsősorban a fáradással együtt járó kellemetlen érzés.

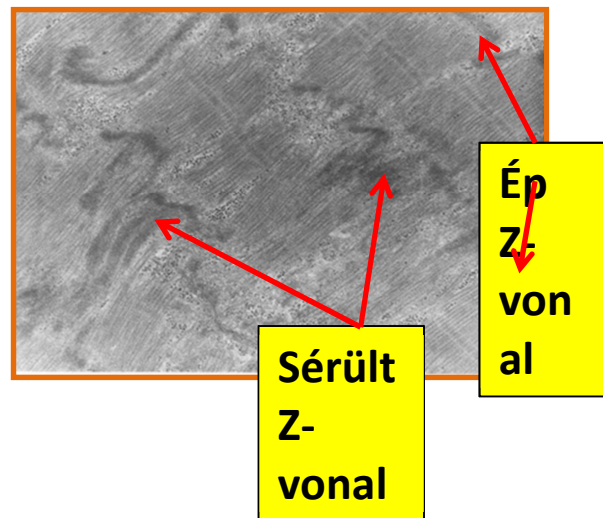
Ebben a tankönyvben csak az I-es típusú izomfájdalommal foglalkozunk, amely az izomlázat okozza. *Az izomláz általában szokatlan fizikai aktivitás után alakul ki, vagy akkor, ha a már megszokott mozgásformákban emeljük az intenzitást.* A hétköznapi életben, sportolástól függetlenül is kialakulhat izomláz: ha valaki valamilyen szokatlanul megerőltető

feladatot hajt végre, például nehéz terhek megemelése. Szokatlan munka után 6-10 órával az izomban a diszkomfort érzés megjelenik, és a fájdalom megközelítőleg 24-48 óra elteltével tetőzik (Nosaka és Clarkson, 1996). Az izom érzékenységének a mértéke változó lehet, enyhébb esetben kisebb izommerevséget észlelünk, amely a mindennapi általános aktivitásunk alatt viszonylag hamar, 2-3 napon belül megszűnik. Súlyosabb esetben erőteljes fájdalmat érzünk, amely jelentősen gátolhatja mozdulatainkat, és csökkentheti erő kifejtő képességet (Clarkson és mtsai 1992). *Az izom disztális régiójában erősebb fájdalmat tapasztalhatunk* (Seeger és mtsai 1998), egyrészt azért, mert ezen az izom-ín átmeneti részen koncentráltak a fájdalomérző receptorok, másrészt az izom-ín átmeneti részen az izomrostok átlósan helyezkednek el, és erős nyíró erő esetén ki vannak téve a mikroszkopikus szintű sérülések lehetőségének. A legerősebb izomfájdalom is 5-7 napon belül teljesen megszűnik (Muramaya és mtsai 2000).

Számos elmélet létezik az izomláz kialakulásának mechanizmusára, ezek közül is az egyik legismertebb a „tejsav elmélet” (lásd összefoglaló: Armstrong, 1984). Ma már elfogadott tény, hogy *a tejsav termelődése egyáltalán nem felelős az izomláz kialakulásáért*, ugyanis néhány maximális erejű kontrakció, vagy akár egy hosszantartó stretching is erős izomlázat okozhat, holott intenzív tejsavtermelésnek nyoma sincs. *Az izomláz kialakulásának legelfogadottabb elmélete az úgynevezett „mikrosérülés elmélet”* (muscle damage theory). Érdekes, hogy ezt az elméletet már több mint száz éve felvetették (Hough, 1902), ám közvetlenül csak néhány évtizede bizonyították. E szerint az elmélet szerint *az izom túlzott feszülésekor az izom szarkomer komponensei sérülnek*, különösen a Z vonal. Mikroszkopikus felvételeken világosan látható a Z vonal kiszélesedése, vagy szerkezetének teljes felbomlása (Fridén és Lieber 1992), súlyosabb esetben a teljes szarkomer szerkezetének elváltozása. Az ilyen jellegű elváltozásokat nevezzük mikroszakadásoknak, vagy mikrosérüléseknek (microinjury). A mikroszakadások gyulladásos folyamatokat indítanak be és ezt a gyulladást érzékeljük fájdalomként. Gyakori, hogy nemcsak a szarkomer, hanem az izomrost membránja, vagy akár a T-tubulusa sérül. *A mikrosérülések tehát az izom mechanikai feszüléséből származó mikroszkopikus elváltozások.*

A mikrosérüléseket közvetlenül egyetlen módon lehet vizsgálni. Az izomból vett biopsziából metszetet készítünk, amelyet elektronmikroszkóp alatt vizsgálhatunk (6.4. ábra). A metszeteken hisztokémiai eljárásokkal (festéssel) elkülöníthetjük a sérült és ép részeket, és ezeket megszámláljuk. Az egységnyi izomterületre eső sérülések számát vesszük figyelembe.

A szarkomer szerkezetében elektronmikroszkóppal vizsgálható elváltozásokat a **mikrosérülések közvetlen mutatóinak** (direkt markereinek) nevezzük.



6.4. ábra. Vastus lateralis izomból kivett biopsziában a szarkomer Z vonalainak módosulása 90 maximális excentrikus kontrakció után 24 órával (Váczi és mtsai, 2003).

Azokat a mikrosérülés mutatókat, melyekkel nem közvetlenül a szarkomer szerkezeti elváltozását, hanem az azzal együtt járó mechanikai, élettani és biokémiai következményeket mérjük, **közvetett mutatóknak** (indirekt markerek) nevezzük. Az alábbiakban felsoroljuk a mikrosérülések leggyakrabban vizsgált indirekt markereit:

- *Szarkomer fehérjék megjelenése a vérben.* A sérült szarkomerekben egyes szerkezeti fehérjék leszakadnak és kiáramlanak a vérkeringésbe. Ilyen fehérjék például a *kreatin kináz* (CK), a *mioglobin*, vagy az *aktin*. A CK az egyik leggyakrabban mért mikrosérülés marker. Sportolóknál rendszeresen mérik a CK értéket. Megerőltető fizikai aktivitás után (pl. maratoni futás) a CK a normál érték akár 400-szorosára is emelkedhet.
- *Maximális erő kifejtő képesség csökkenése* (Nosaka és Sakamoto 2001). Maximális erő kifejtéskor a lehető legnagyobb számú miofibrillum bekapcsolódik az erő kifejtésbe. A mikrosérülést szenvedett miofibrillumok azonban ideiglenesen kikapcsolnak, így az erő kifejtés jelentősen csökken.
- *Az izom duzzadása, az izom keresztmetszetének növekedése.* Excentrikus edzés hatására az izomsejtek infiltrációja növekszik, és néhány napon belül helyi ödéma alakulhat ki (Muramaya és mtsai 2000). Ezt általában az érintett végtag

kerületének mérésével, vagy akár mágneses rezonancia képalkotással (MRI) vizsgálják.

- *Ízületi mozgásterjedelem csökkenése.* Az izom duzzadása következtében csökkenhet az ízületi mozgásterjedelem, amely gátolja a mozgást (Nosaka és Sakamoto 2001)
- *Izomfájdalom, izomláz kialakulása.* A fájdalom gyakori kísérője a mikrosérüléseknek, de csak 24-48 órával edzés után tetőzik (Brenner és mtsai 1999). Az izomláz gyenge összefüggést mutat a mikrosérülések más mutatóival, mint például a maximális akaratlagos erő kifejtéssel, az izom duzzadásának mértékével és az ízületi mozgásterjedelem változásával, így nem tartozik a legmegbízhatóbb mutatók közé (Warren és mtsai 1999).
- *Propriocepció csökkenése.* Saxton és mtsai (1995) könyökhajlítón végezett excentrikus kontrakció után megfigyelte, hogy jelentősen csökkent a proprioceptív érzékelés a könyökízületben, valamint azt, hogy a vizsgálati személyek felülbecsülték saját erő kifejtő képességüket.

Fontos megjegyeznünk, hogy a fentiekben említett direkt és indirekt mutatók közül önmagában egyik sem nevezhető megbízhatónak. A biopsziavétel során sokszor maga a mintavétel is okoz mikrosérülést. Ráadásul egy rizsszemnyi izomminta nem biztos, hogy reprezentálja a teljes izomban megjelenő sérüléseket. Az indirekt mutatók sem mindig függenek össze egymással. Gyakran előfordul például, hogy az izomláz jelen van, de a vizsgált személy nem veszített erejéből. Több mutató együttes vizsgálata és az eredmények együttes értelmezése vezethet arra, hogy a mikrosérülések mennyiségét megbecsülhessük.

A mikrosérülések kialakulásának mértékét számos tényező befolyásolja. Az alábbiakban ezeket a tényezőket soroljuk fel:

- *Az edzés jellege.* Brenner és mtsai (1999) megállapították, hogy az erőedzés nagyobb változást okozott a mikrosérülés markereiben, mint az aerob, vagy az anaerob jellegű kerékpáredzés. Az alapelmélet szerint ez logikus, hiszen a mikrosérüléseket elsősorban a nagy izomfeszülés okozza, amelyet elsősorban erőedzés során lehet elérni.
- *A kontrakció típusa.* Clarkson és mtsai (1986) összehasonlították az excentrikus, a koncentrikus és az izometriás edzés hatását és azt tapasztalták, hogy az excentrikus edzés okozta a legtöbb mikrosérülést. Ezt követte az

izometriás edzés, végül a koncentrikus edzés. Megerősíthető tehát, hogy az a kontrakció típus, amelyben a legnagyobb izomfeszülés érhető el (lásd: erő-sebesség görbe), az okozza a legtöbb mikrosérülést.

- *A kontrakció alatt kifejtett erő nagysága.* Nagyobb erő kifejtés nagyobb feszülést eredményez az izomban, így a mikrosérülések gyakorisága is nagyobb lesz.
- *Az aktuális izomhossz, vagy ízületi szöghelyzet.* A nyugalmi hosszánál nagyobb izomhosszakon alkalmazott terhelés a mikrosérülések előfordulásának valószínűségét megnöveli. Nosaka és mtsai (2001) vizsgálatában a vizsgálati személyek a könyök flexorokkal excentrikus edzés végeztek. Az egyik kar 50-130 fokos szögtartományban, a másik pedig kar 100-180 fokos szögtartományban mozgott. A második kondícióban nagyobb volt a mikrosérülés markerek változása, mint az elsőben. Ez azzal magyarázható, hogy nyújtottabb helyzetben az izom rövidebb szarkomerei túlnyújtott állapotban terhelődnek, ami miatt több sérülés keletkezik.
- *A mozgás terjedelme.* Nagyobb mozgásterjedelemben végzett edzés több mikrosérülést okozhat. Amikor a quadriceps izmot 120 illetve 60 fokos mozgástartományban edzették, az előbbinél 39%-os, az utóbbinál pedig csak 12%-os erődeficit keletkezett 24 órával az edzést követően (Váczi és mtsai 2011, Costa és mtsai 2007).
- *A kontrakció sebessége.* Chapman és mtsai (2006) megállapították, hogy nagyobb sebességgel végzett excentrikus kontrakciók nagyobb mennyiségben okoznak mikrosérülést, mint kisebb sebességnél.
- *Az izom feszülésének időtartama.* Bár mikrosérülések elsősorban erőedzés hatására alakulnak ki, amennyiben kis erő kifejtési helyzetek sokszor ismétlődnek, a mikrosérülések száma magas lehet. Maratoni futás után pl. nagyon magas CK koncentrációt mértek, melyet a futóciklus excentrikus fázisának több ezerszeri ismétlődése okoz.
- *Antigravitációs izom vagy nem antigravitációs izom.* A kisebb, nem antigravitációs izmok (pl. könyökhajlító) excentrikus edzése után 24 órával akár 50%-os erődeficit is bekövetkezhet (Nosaka és Clarkson, 1996). Ezzel szemben az antigravitációs térdfeszítők edzésénél a deficit mindössze 12% volt (Váczi és mtsai, 2011).

- *Az izom rostösszetétele.* Azok az izmok, amelyekben nagyobb a gyorsrostok aránya, sérülékenyebbek (Ureczky és mtsai 2014)

A kutatók igazolták, hogy *ha egy mikrosérülést okozó edzést néhány napon belül megismétlünk, a második edzés már jóval kisebb mértékben okoz mikrosérülést.* Ezt a hatást az **ismételt edzés hatásának** (repeated bout effect) nevezi a szakirodalom. Az izomban az első edzés úgynevezett „védő hatást” (protective effect) vált ki, mely akár 9 hónapig is eltarthat (Nosaka és mtsai, 2001). A szakemberekben sokszor felmerül a kérdés, hogy vajon mi történik, ha az izom edzését a mikrosérülések jelenléte ellenére tovább folytatjuk. Legkorábban Chen és Hsieh (2001) vizsgálták a sorozatedzések mikrosérülésekre gyakorolt hatását. Azt tapasztalták, hogy hét egymás utáni napon végrehajtott excentrikus könyökhajlító edzés által okozott korai erődeficit a hetedik edzésnapra regenerálódott, ugyanúgy, mint annál a csoportnál, akik csak az első edzést végezték. Valószínűsíthető, hogy az egymás utáni edzések korai neurális adaptációt váltottak ki, így a sérült motoros egységek mellett az épek fokozták elektromos aktivitásukat, ami miatt az erő gyorsan visszatért a kiindulási szintre. Ezt később laboratóriumunkban igazoltuk is (Váczi és mtsai, 2011). Egy három edzésnapból, egy pihenőnapból és további négy edzésnapból álló excentrikus quadriceps edzésprogramban azt tapasztaltuk, hogy a quadriceps elektromos aktivitása már a harmadik edzés után fokozódott. Feltételezzük, hogy sorozatedzések esetén az alábbi folyamatok zajlanak le:

- Az első edzés alkalmával egyes motoros egységek megsérülnek, és ezek ideiglenesen kikapcsolnak a működésből, így csökken az erő kifejtés. Az erődeficitet a központi idegrendszer erősebb neurális aktivitással próbálja kompenzálni.
- További edzések végzésekor az ép motoros egységek fokozzák elektromos aktivitásukat, vagy új, addig nem használt egységek kapcsolódnak be. Az erő kifejtő képesség visszatér a kiindulási szintre.
- Az újonnan bekapcsolt egységek is mikrosérüléseket szenvednek, majd ezek is regenerálódnak. Tartós erőnövekedés, edzésadaptáció következik be.

Az izomszövet az egyik leggyorsabban regenerálódó szövet az emberi szervezetben. Fontos megjegyezni, hogy a mikrosérülések során az izomrostok nem halnak el, hanem azok regenerálódnak, normális szarkomerek alakulnak ki újra. Sőt, a legújabb ismereteink szerint a keresztmetszet-növekedéshez és a gyors erőnövekedéshez mikrosérülést kell kiváltanunk, mert válaszként egy erősebb izomszövet alakul ki.

A mikrosérülések keletkezésekor elindul egy úgynevezett **izomjavító** (*repaire*), vagy **újrarendeződési** (*remodelling*) **folyamat** (Yu et al.2003). A folyamat az izomrostokban található *miogén szatellit sejtek* aktivizálódásával indul. A szatellit sejtek olyan őssejtek, amelyek nagy számban találhatók az izomrostokban. A mikrosérülés és izomjavítás folyamata az alábbiak szerint zajlik:

1. A szokatlan fizikai aktivitás hatására egyes szarkomerek túlnyúlnak, mikroszkopikus változások következnek be.
2. Gyulladás folyamatok indulnak be, melyet fájdalomként érzékelünk.
3. A miofibrillumok leszakadt részei elhalnak.
4. A gyulladás aktiválja a szatellit sejtek egy részét.
5. A szatellit sejtek osztódni kezdenek (proliferáció).
6. A szatellit sejtek összekapcsolódnak egymással és a sérült miofibrillummal (fuzionálás), kitöltik a sérülés helyét.
7. A szatellit sejtek a miofibrillumhoz hasonló szerkezetűvé válnak (differentiálódás), létrejön az ép miofibrillum.

A fenti folyamatot számos hormon (elsősorban növekedési hormonok, mint például a HGF, IGF-I, IGF-II, MGF, FGF) és fehérje szabályozza. A szabályozó fehérjék közül az egyik legismertebb a miosztatin. *A miosztatin megakadályozza a szatellit sejtek aktiválását, vagyis gátolja a sérülés javító mechanizmusát.* Állatoknál a miosztatin termeléséért felelős gén mutációjával extrém izomnövekedést (*hipertrófiát*) tapasztaltak a kutatók, vagyis ennek a fehérjének jelentősége van az izom keresztmetszet-növekedésének szabályozásában (McPherron és Lee, 1997). Excentrikus edzés után néhány órán belül csökken a miosztatin mennyisége, ami lehetővé teszi a sérülésjavítást (Costa és mtsai, 2007) és ezzel párhuzamosan a hipertrófiára is lehetőség nyílik. *A sorozatedzések során bekövetkező mikrosérülések és a hosszú távú erőedzés során kialakuló izomhipertrófia tehát szorosan összefügg.*

A kutatások többsége azt mutatja, hogy a mikrosérülések jelenléte nem jár az izomrostok elpusztulásával (nekrozissal). Tulajdonképpen arról van szó, hogy a szervezet érzékeli, hogy az adott izomban és adott helyen nem a genetikus kódban meghatározott állapotok uralkodnak. Ezért indulnak be a helyreállítási folyamatok, amelyek az izom méretét szabályozó gének aktivitásának megváltozását jelenti.

6.2. Krónikus változások erőedzés hatására

A vázizom erőedzés hatására bekövetkező alkalmazkodási képessége lenyűgöző. Az erőfejlesztő edzésprogramok hatékonyságának ezreiről számolnak be a kutatók. Ma már elfogadott tény, hogy a nagy ellenállás ellen kifejtett izomkontrakciók okozzák a leggyorsabb és legnagyobb mértékű erőnövekedést. Ráadásul az erőedzés bármely korú és edzettségi állapotú embernél alkalmazható, azzal a feltétellel, hogy figyelembe vesszük az egyén egészségi állapotát, meghatározzuk az optimális terhelési összetevőket, és kellőképp előkészítjük az egyén terhelhetőségét. A sportolók erőedzése mellett a kutatók beszámolnak olyan kutatómunkákról, melyek a nem sportoló populációkban (edzetlen, időskorú, izombeteg, túlsúlyos) alkalmazott edzésprogramok hatékonyságát igazolják.

De mégis milyen folyamatok, vagy élettani mechanizmusok vezetnek ahhoz, hogy szokatlan ellenállás rendszeres legyőzésével erő kifejtő képességünk jelentősen nő? Az alábbiakban ezeket a mechanizmusokat részletezzük.

6.2.1. Az izomerő növekedése

Az erőedzés legszembetűnőbb hatása az izom fokozott erő kifejtő képességében mutatkozik. Az erőnövekedés üteme és nagysága számos olyan tényezőtől függ, mint például az edzettségi háttér, az edző személy neme, életkora, vagy az edzés jellege, a terhelési összetevők és az edzés időtartama. Értelmetlen lenne tehát általánosítani, hogy az erőedzés mekkora erőnövekedést okoz, mert a fenti faktorok ezt jelentősen befolyásolják, és a kutatók által közölt eredmények rendkívül nagy variabilitást, akár 0-250%-os erőnövekedést is mutatnak egy adott erőfejlesztő program elvégzése után. Az erőnövekedés edzés mód- és teszt-specifikus. Az izomerőnek számos fajtája és megnyilvánulási módja van: például maximális erő, Robbanékonyerő (explozív erő), reaktív erő, erőállóképesség. *Az erőnövekedés edzés mód-specifitása (exercise mode-specificity) azt jelenti, hogy általában amilyen edzés gyakorlatokat hajtunk végre, abban következik be a legnagyobb erőnövekedés.* Számos tanulmány alátámasztja például azt, hogy excentrikus kontrakcióval végzett edzés kedvezőbb hatással van az excentrikus erő kifejtésre, mint a koncentrikusra, és a koncentrikus erő fejlesztő edzés is kedvezőbben hat a koncentrikus erő kifejtésre, mint az excentrikusra (Fridén és mtsai 1983, Hortobágyi és mtsai 1996, Higbie és mtsai 1996). Ugyanakkor figyelembe kell vennünk azt is, hogy mindkét kontrakciótípussal végzett edzés növekedést okozott a másik kontrakciótípusban mért erőre, vagyis az erőedzésnek a *transzferhatása* van.

Az erőnövekedés teszt-specifitása azt jelenti, hogy egy adott erőfajtaiban bekövetkező változás különböző felmérő tesztekben eltérő eredményt mutathat. Mint ahogyan említettük, az erőedzésnek számos transzferhatása lehet. Az egyik vizsgálatunkban labdarúgók hat héten keresztül végeztek reaktív erőfejlesztést (szökdelőedzést) (Váczi és mtsai, 2013). A legnagyobb fejlődést a felugrástesttel vizsgált reaktív erőben (9%) mértünk, vagyis az edzéshez hasonló mozgásformában és erő kifejtési módozatban. Kisebb fejlődést tapasztaltunk az térd fesztítő izmok maximális erejében (7%), és a legkisebb fejlődés a mozgás gyorsaságban következett be (2%), igazolva az edzés csekély transzferhatását. Az erő növekedést számtalan élettani változás okozhatja. A következőkben a legfontosabb mechanizmusokat soroljuk fel.

6.2.2. Idegrendszeri (neurális) adaptáció

Az erőedzés hatására elsődlegesen bekövetkező változás a neurális adaptáció (neural adaptation). Már korábban említettük, hogy az agykéregből kiinduló elektromos impulzusok sűrűsége és amplitúdója összefügg az erő kifejtéssel. *Az olyan idegrendszerbeli élettani változásokat, amelyek edzés hatására következnek be és erő növekedést okoznak, neurális adaptációnak nevezzük.* A neurális adaptáció elmélete akkor vált igazán érdekessé és kutatottá, amikor felfedezték, hogy az egyik végtag edzése a másik végtag izmaiban is erő növekedést okozott, holott a másik egyáltalán nem volt edzve (DeVries, 1979). A neurális adaptáció mérésére elektromiográfiát (EMG) és erő mérést alkalmaznak a kutatók. Az EMG az izom elektromos aktivitását mutatja, vagyis az izomhoz érkező *akciós potenciálok sűrűségét és amplitúdóját.* Amennyiben ezek a paraméterek fokozódnak edzés hatására, neurális adaptáció következett be. Két hétig tartó erőedzés elegendő ahhoz, hogy neurális adaptáció következzen be.

6.2.3. Szöveti adaptáció

Az izom szöveti adaptációja azt jelenti, hogy az izom szerkezetében, méretében, összetételében következnek be változások. A leggyakrabban előforduló szöveti változás az izom méretének növekedése, vagy **hipertrófia** (hypertrophy). *A hipertrófia, melyet egyébként a elsősorban az izom keresztmetszetére vonatkoztatunk, úgy következik be, hogy az izomrostok vastagodnak, viszont azok száma nem növekedik.* Pontosabban új szarkomerek és miofibrillumok képződnek párhuzamosan a többivel (Paul és Rosenthal, 2002). Így az egyes izomrostok átmérője növekszik, ez által pedig a teljes izom vastagabb lesz. A rostok kétféle módon vastagodhatnak: 1. a kontraktilis fehérjék állománya gyarapszik (miofibrilláris

hipertrófia), vagy 2. a szarkoplazmatikus állomány növekszik (pl. glikogénraktárak növekedése).

Előfordulhat olyan hipertrófia is, hogy új szarkomerek sorbakapcsolva alakulnak ki a régi szarkomerekkel, például ha az izmot szokatlanul nyújtott állapotban edzzük. Ilyenkor az izom keresztmetszete változatlan marad, bár mérete hosszirányban növekszik. Szintén új szarkomerek képződhetnek sorosan, ha az izmot megnyújtott állapotban begipszelik (krónikus nyújtás). Az orvosok ezzel próbálják ellensúlyozni az immobilizáció következtében kialakuló izomsorvadást. Amennyiben az izmot rövidült állapotban immobilizáljuk, a sorbakapcsolt szarkomerek száma csökken.

Hipertrófia akkor alakul ki, amikor a fehérje szintézis mértéke meghaladja a fehérje lebontást. Ezt a folyamatot a szatellit sejtek indítják be. Az edzés alatt kialakuló mechanikai feszülés az izomban aktiválja a szatellit sejteket, melyek elkezdnek bújrázani és összefűződni, majd az izomszövettel azonos szövetté válnak, vagyis ugyanaz a folyamat zajlik le, mint amelyet a mikrosérülések kialakulása esetén megfogalmaztunk. A hipertrófia jóval később (akár 2-3 hónap elteltével) következik be erőedzés közben, mint a neurális adaptáció.

Intenzív erőedzést követően hiperplázia is bekövetkezhet. A **hiperplázia az izomrostok hosszirányú kettéhasadását jelenti**, vagyis egyetlen izomrostból két különálló izomrost jön létre. Ez meglehetősen ritka jelenség, és elsősorban állatkísérleteknél mutatták ki a kutatók. Tamaki és mtsai (1997) patkányokat edzett, és azt tapasztalták, hogy már az első edzés hiperpláziát okozott. Bár a hiperplázia jelensége elfogadott, a rostok számának növekedése - ha be is következett - olyan kevés, hogy az erőedzés következtében kialakuló teljesítménynövekedés elsősorban a hipertrófiának és a neurális faktorok változásának köszönhető.

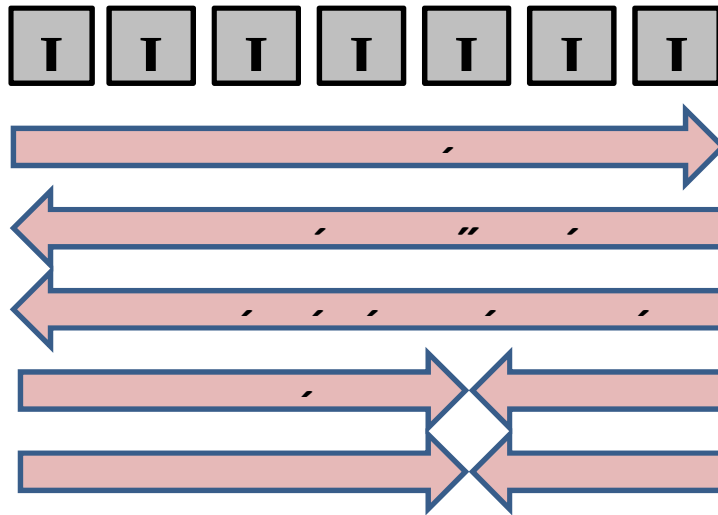
A vázizom alkalmazkodóképességéhez, plaszticitásához hozzá tartozik az is, hogy az **egyes izomrost típusok átalakulhatnak egy másikba** (6.5. ábra), melyet a korábbi elméletekkel szemben ma már számtalan vizsgálat eredménye igazol. A legtöbb bizonyíték a IIA és IIB rostok közötti, illetve az I-esből a II-esbe történő átalakulásról áll rendelkezésünkre, míg az I-ből a IIA-ba történő átalakulás meglehetősen ritka.

Ma már elfogadott tény, hogy *az izom használatának felfüggesztése (pl. hosszú ideg való nyugalombahelyezés, űrutazás, gerincsérüléssel járó bénulás, denerváció) következtében a lassúakból gyors izomrostok képződnek* (Pette és Staron 1997, Roy és mtsai 1999). Nyilván

furcsán hangzik, hogy ilyen mértékű inaktivitás következtében több lesz a gyors rostunk. A gyors rostok ingerlési küszöbe azonban jóval magasabb, mint a lassúaké, vagyis a használaton kívüli rostok nehezebben ingerelhető rostokká fognak átalakulni (I-től a IIB felé).

Az edzés hatására bekövetkező rostátalakulások iránya attól függ, hogy milyen jellegű az edzés. Az *aerob állóképességi edzés* a rostok oxidatív enzimkapacitását, mitokondriumszámát növeli, és *a lassú rostok irányába, elsősorban IIB-ből IIA-ba történő átalakulást indukálja* (Pette és Staron 1997). Kevés bizonyíték áll rendelkezésünkre azonban, hogy állóképességi edzés hatására a IIA rostokból I-es típus lesz, azonban igazolták a köztes rostok átmeneti lehetőségeit (pl. IIA-ból IIC) (Pette és Staron 1997). Érdekes az a megállapítás, hogy állóképességi edzés hatására a meglévő I-es rostok valamelyest gyorsabbakká válnak anélkül, hogy típusuk megváltozna (Widrick és mtsai 1996).

Nagy intenzitású erőedzés hatására, ahol az izomrostokat nagy feszülés éri, az állóképességi edzéshez hasonló átalakulás megy végbe, vagyis a gyors rostokból lassúak lesznek (Kreamer és mtsai 1996). Az erőedzés a magas idegrendszeri ingerlés következtében a nehezen ingerelhető IIB rostokat is „kihasználja”, majd utána alacsonyabb ingerelhetőségű rosttá alakítja azokat. Fry és mtsai (2003) élvonalbeli erőemelők térdfeszítő izomzatából vett biopsziában csak elvétve (1%) találtak IIB rostot edzetlen kontrol személyekhez képest (12%). Fontos megjegyeznünk, hogy bár az állóképességi és erőedzés azonos irányú rostátalakulást kezdeményez, a roston belüli adaptációs mechanizmusok mégis eltérőek. Az erőedzés hipertrófiával, vagyis az egyes rostok vastagodásával is jár, ugyanis nő a miofibrillumok száma. Ezzel szemben az állóképességi edzés nem okoz hipertrófiát. Az erőedzés elsősorban a glikolitikus, az állóképességi edzés pedig az oxidatív anyagcserefolyamatokat javítja.

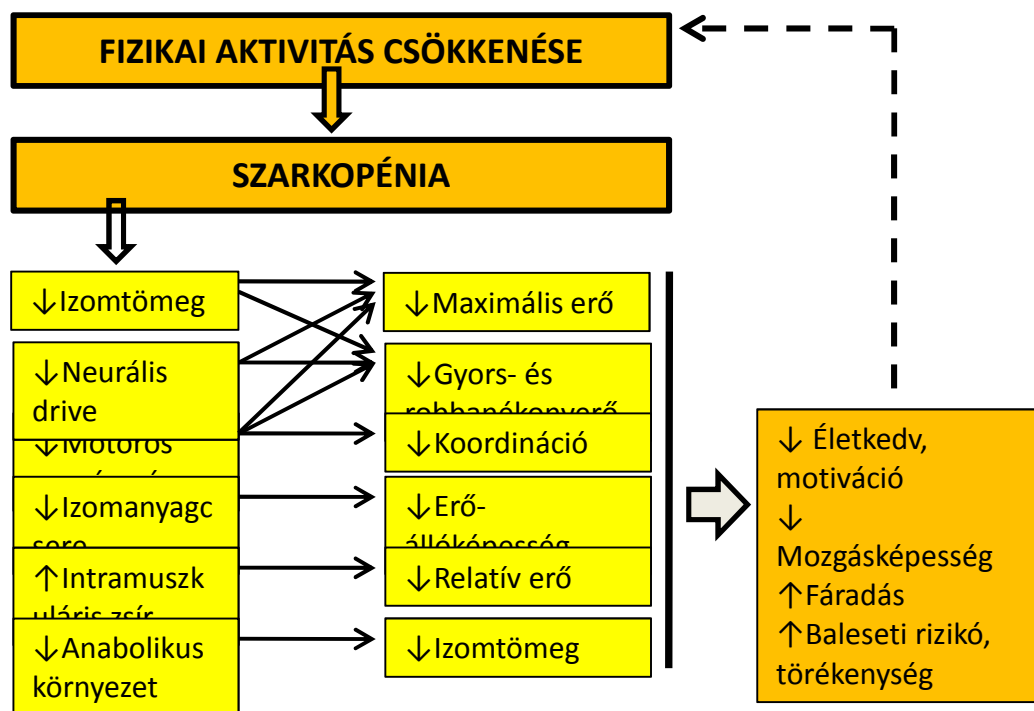


6.5. ábra. A különböző edzésfajták hatására várható rostátalakulási irányok. Megjegyzés: a nyilak átalakulási irányt mutatnak.

6.3. Az öregedés hatása

Az öregedés neuromuszkuláris rendszerre gyakorolt hatása visszafordíthatatlan, viszont késleltethető biológiai folyamat. Idős korban a fizikai állapot hanyatlása a mozgáskéesség elvesztéséhez vezethet. A vázizmok megfelelő működése a mindennapi tevékenységünk, tehát az élet feltétele. Az öregedéssel együtt járó fiziológiai változások közül az egyik legfenyegetőbb az **időskori szarkopénia** (ageing induced sarcopenia). A fogalom eredeti, görög szóból származó jelentése („sarcos” = hús, „penia” = valaminek a hiánya) *a vázizom tömegének csökkenésének és az izomerő elvesztésének együttes megjelenése*. Ez utóbbi jelenséget, mely a teljes neuromuszkuláris rendszer csökkent működésére vonatkozik, **dynapénianak** és nevezzük. A kutatók gyakran használják még az **atrófia** (atrophy) szót, mely az izomtömeg csökkenését jelenti. Tehát a szarkopénia a dynapénia és az atrófia együttes megjelenése.

A szarkopénia okait és következményeit számos (molekuláris, sejt, szövet és funkcionális) szinten vizsgálják, és ezeknek a befolyásoló faktoroknak a száma szinte végtelen. Maguk a molekuláris, valamint sejt- és szöveti módosulások a fizikai képességek (erő, állóképesség, gyorsaság) csökkenését eredményezik, melyek közvetlenül befolyásolják az egyén életviteléhez szükséges alapvető funkcionális kapacitást (6.6. ábra). A mozgáskéesség csökkenése miatt a normális hétköznapi cselekvések jelentős fáradást okoznak, amelyhez jelentős motivációvesztés, valamint sérülésektől, balesetektől való félelem is párosulhat. Mindez tovább csökkenti a fizikai aktivitást, mely újabb szarkopénikus folyamatokat indít be, és a körforgás folytatódik.



6.6. ábra. Az öregedő izom szarkopéniájának élettani és funkcionális komponensei (Váczi, 2014).

A maximális erő legalább ugyanakkora, vagy nagyobb ütemben csökken az életkor előrehaladásával, mint az izom keresztmetszete (Frontera és mtsai, 1991). A kutatások szerint a férfiaknál már 20 éves kor után elkezdődik az izometriás erő csökkenése, nőknél azonban ez csak a 40 éves kor környékén tapasztalható (Danneskiold-Samsoe és mtsai, 2009). Érdekes, hogy idős korban az excentrikus (fékező) erő kifejtés viszonylag megtartott (Roig és mtsai, 2010), szemben a koncentrikussal, ami a kötőszövet megvastagodásával magyarázható.

A maximális akaratlagos erő kifejtő képesség elsősorban az izom keresztmetszet csökkenése miatt hanyatlik. 18 és 80 éves kor között az izomtömeg 8-49 %-kal csökkenhet, attól függően, hogy melyik izmot vizsgálják (Tzankoff és Norris, 1977). Érdekes, hogy mind a férfiaknál, mind pedig a nőknél az izomvesztés nagyobb ütemben megy végbe az alsó végtagokban, mint a felsőtestben. Mitchell és mtsai (2012) a legutóbbi ötven év gerontológiai tanulmányait összefoglalva megállapították, hogy *a férfiak 4,7%, a nők pedig 3,7% izomtömeget veszítenek el évtizedenként. A harmadik évtizedben a testzsír tömegének növekedése miatt jelentősen csökken a relatív izomtömeg. A relatív izomerő (testtömeghez viszonyított erő) csökkenése a test hordozását nehezíti meg, és ennek következtében csökken a napi fizikai aktivitás.*

Az öregedő izom sorvadásának két legfontosabb karakterisztikája az izomrostok számának (**hipoplázia**) és keresztmetszetének a csökkenése. Az izomrostok száma az ember

érési periódusának végétől kb. 50 éves korig nem változik, majd az öregedéssel folyamatosan csökken. 50 és 80 éves kor között a vastus medialis izomban 50%-os rostszám csökkenést becsültek (Lexell és mtsai, 1988).

A korábban ismertetett *erő-sebesség összefüggés görbe (Hill-görbe) balra tolódik el az életkor előrehaladásával, ami alátámasztja azt a tényt, hogy a **II-es típusú izomrostok atrófiája**, vagy akár elvesztését nagyobb, mint az I-es rostoké* (Thom és mtsai, 2005). Ez azt jelenti, hogy ugyanakkora erőt az öregedő izom kisebb sebesség mellett képes kifejteni. Ráadásul az izom mechanikai teljesítményét e két paraméter (erő és sebesség) szorzata adja, vagyis a teljesítmény hatványozottan csökken a maximális erő és a kontraktilitási sebesség csökkenéséhez képest. *A II-es típusú rostok szelektív atrófiája nemcsak a gyorserő, hanem ez explozív, vagy robbanékonyerő csökkenését is okozza.*

Idős állatoknál igazolták a kutatók, hogy izomzatukból komplett motoros egységek tűnnek el. Először a motoros egységhez tartozó rostok elvesztik beidegzésüket (denerváció), majd elhalnak. Ugyanakkor *egyes denervált, de még életben lévő gyors rostokat lassú motoros egységek motoneuronjai idegezhetnek be újra* (Brown és mtsai, 1981). És mivel a rost típusát az általa beidegző neuron határozza meg, ezért ezek a rostok lassú típusú alakultak át. Így az épen maradt (lassú) motoros egységekhez tartozó rostok száma átlagosan nő, ami a sebességvesztés mellett koordinációromlást is eredményez.

A gerontológusokat és a terapeutákat régóta foglalkoztatja az, hogy a mozgatórendszer öregedése miatt bekövetkező mozgásképeség elvesztése hogyan lassítható, a mozgásképeség elvesztése ugyanis jelentősen kihat az egyén életvitelére és környezetére. A mobilitás megőrzésére célzott hormonális kezelések csak legvégső esetben indikáltak, és egyébként is az anabolikus hormonterápiák csak enyhe növekedést eredményeznek az erőfejlesztő képességben (Morales és mtsai, 1998). *A kutatók körében már elfogadott az, hogy elsősorban erőfejlesztő edzés a legalkalmasabb a szarkopénia kezelésére és megelőzésére.* Bár önmagában már az állóképességi edzés is jelentős változást eredményezhet az izomerőben és bizonyos funkcionális paraméterekben, mint a járássebesség (Sipila és mtsai, 1996), a kutatásokban jelentős áttörést jelentettek az olyan edzéstanulmányok, amelyek egyértelműen igazolták, hogy *a nagy intenzitású (a maximális erőfejlesztő képesség 80%-val végrehajtott) súlyozós erősítő edzés biztonságos, és nagyarányú erőnövekedést és funkcionális javulást eredményez időseknél* (Urban és mtsai, 1995).

ÖSSZEFOGLALÁS

- Fáradás alatt a vázizom fizikai aktivitás alatt vagy után bekövetkező erő kifejtésének csökkenését értjük.
- Perifériás fáradásnak nevezzük a neuromuszkuláris szinapszis utáni szakaszban, vagyis az izomban bekövetkező élettani változásokat. Perifériás fáradáskor az erőcsökkenést elsősorban az izomban létrejövő energiaforrások kimerülése, a kalcium mobilizáció csökkenése, vagy mikrosérülések okozhatják.
- Centrális fáradásnak nevezzük a motoros agykéreg és a neuromuszkuláris szinapszis közötti szakasz megváltozott élettani működését (csökkent neurális „dirve”, ingerületvezetési sebesség és erősség).
- Mikrosérülések alatt az izom edzésére (elsősorban excentrikus edzésre) bekövetkező, mikroszkópikus változásokat értjük, mely a szarkomer fehérjeit, a sejtmembránt, vagy a tubuláris rendszert érinti. Mikrosérülések után a regeneráció néhány napon belül bekövetkezik.
- Hipertrófia alatt a vázizom méretének növekedését értjük, melyet elsősorban az izomkeresztmetszetre vonatkoztatunk.
- A hiperplázia az izomrostok számának növekedését jelenti. A rostok száma úgy növekszik, hogy egyes rostok hosszirányban kettéhasadnak.

Irodalomjegyzék

- Armstrong RB (1984) Mechanisms of exercise-induced delayed onset muscle soreness: a brief review. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 16, 529-38.
- Barker AT, Jalinous R, Freeston IL (1985) Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *Lancet*, 1, 1106-1107.
- Brenner IKM, Natale VM, Vasilou P, Moldoveanu AI, Shek PN, Shephard RJ (1999) Impact of three different types of exercise on components of the inflammatory response. *European Journal of Applied Physiology* 80, 452-460.
- Brown MC, Holland RL, Hopkins WG (1981) Motor nerve sprouting. *Annual Review of Neuroscience*, 4, 17-42.
- Chapman D, Newton M, Sacco P, Nosaka K (2006) Greater muscle damage induced by fast versus slow velocity eccentric exercise. *International Journal of Sports Medicine*, 27, 591-598.
- Chen TC, Hsieh SS (2001) Effects of a 7-day eccentric training period on muscle damage and inflammation. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 33, 1732-1738.
- Clarkson PM, Byrnes WC, McCormick KM, Turcotte LP, White JS (1986) Muscle soreness and serum creatine kinase activity following isometric, eccentric, and concentric exercise. *International Journal of Sports Medicine*, 7, 152-155.

- Clarkson PM, Nosaka K, Braun B (1992) Muscle function after exercise induced muscle damage and rapid adaptation. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24, 512-520.
- Costa A, Dalloul H, Hegyesi H, Apor P, Csende Z, Rácz L, Vácz M, Tihanyi J (2007) Impact of repeated bout of eccentric exercise on myogenic gene expression. *European Journal of Applied Physiology*, 101, 427-436.
- Danneskiold-Samsøe B, Bartels EM, Bülow PM (2009) Isokinetic and isometric muscle strength in a healthy population with special reference to age and gender. *Acta Physiologica*, 197(Suppl. 673), 1-68.
- Fridén J, Lieber RL (1992) Structural and mechanical basis of exercise-induced muscle injury. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24, 521-530.
- Frontera WR, Hughes VA, Lutz KJ, Evans WJ (1991) A cross-sectional study of muscle strength and mass in 45- to 78-year-old men and women. *Journal of Applied Physiology* 71, 644-650.
- Fry AC, Webber JM, Weiss LW, Harber MP, Vaczi M, Pattison NA (2003) Muscle fiber characteristics of competitive power lifters. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 17, 402-410.
- Hough T (1902) Erfographic studies in muscular soreness. *American Journal of Physiology* 7, 76-92.
- Kraemer WJ, Fleck SJ, Evans WJ (1996) Strength and power training: physiological mechanisms of adaptation. *Exercise and Sport Science Reviews*, 24, 363-397.
- Lexell J, Taylor CC, Sjostrom M (1988) What is the cause of the ageing atrophy? Total number, size and proportion of different fiber types studied in whole vastus lateralis muscle from 18- to 83-year-old men. *Journal of Neurology Science*, 84, 275-294.
- McPherron, Lee S (1997) Double muscling in cattle due to mutations in the myostatin gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 12457-12461.
- Mitchell WK, Williams J, Artherton, P, et al (2012) Sarcopenia, dynapenia, and the impact of advancing age on human skeletal muscle size and strength; a quantitative review. *Frontiers in Physiology*, 3, 1-17.
- Morales AJ, Haubrich RH, Hwang JY, Asakura H, Yen SS (1998) The effects of six months treatment with a 100mg daily dose of dehydroepiandrosterone (DHEA) on circulating sex steroids, body composition and muscle strength in age-advanced men and women. *Clinical Endocrinology (Oxf)*, 49, 421-432.
- Muramaya M, Nosaka K, Yoneda T, Minamitani K (2000) Changes in hardness of the human elbow flexor muscles after eccentric exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 82, 361-367.
- Nosaka K, Clarkson PM (1996) Changes in the indicators of inflammation after eccentric exercise of the elbow flexors. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 28, 953-961.
- Nosaka K, Sakamoto K, Newton M, Sacco P (2001) How long does the protective effect on eccentric exercise-induced muscle damage last? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 33, 1490-1495.
- Nosaka K, Sakamoto K (2001) Effect of elbow joint angle on the magnitude of muscle damage to the elbow flexors. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 33, 22-29.
- Paul AC, Rosenthal N (2002) Different modes of hypertrophy in skeletal muscle fibers. *Journal of Cell Biology* 18, 751-760.
- Pette D, Staron RS (1997) Mammalian skeletal muscle fiber type transitions. *International Review of Cytology*, 170, 143-223.
- Roig M, Macinyre DL, Eng JJ, Narici MV, Maganaris CN, Reid WD (2010) Preservation of eccentric strength in older adults: evidence, mechanisms and implications for training and rehabilitation. *Experimental Gerontology* 45, 400-409.
- Roy RR, Talmadge RJ, Hodgson JA, Oishi Y, Baldwin KM, Edgerton VR. Differential response of fast hindlimb extensor and flexor muscles to exercise in adult spinalized cats. *Muscle and Nerve*, 22, 230-241.

- Safran MR, Seaber AV, Garrett Jr, WE (1989) Warm-up and muscular injury prevention. *Sports Medicine*, 8, 239-249.
- Saxton JM, Clarkson PM, James R (1995) Neuromuscular dysfunction following eccentric exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 27, 1185-93.
- Seeger JY, Arvidsson B, Thorstensson A (1998) Specific effects of eccentric and concentric training on muscle strength and morphology in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 79, 49-57.
- Sipila S, Multanen J, Kallinen M, Era P, Suominen H (1996) Effects of strength and endurance training on isometric muscle strength and walking speed in elderly women. *Acta Physiologica Scandinavica*, 156, 457-464.
- Tamaki T, Akatsuka A, Tokunaga M, Ishige K, Uchiyama S, Shiraishi T. Morphological and biochemical evidence of muscle hyperplasia following weight-lifting exercise in rats. *American Journal of Physiology*, 273, C246-256.
- Thom JM, Morse CI, Birch KM, Narici MV (2005) Triceps surae muscle power, volume, and quality in older versus younger healthy men. *The Journals of Gerontology, series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, 60, 1111-1117.
- Taylor JL, Gandevia SC (2008) A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions. *Journal of Applied Physiology*, 104, 542-550.
- Tzankoff SP, Norris AH (1977) Effect of muscle mass decrease on age-related BMR changes. *Journal of Applied Physiology*, 43, 1001-1006.
- Urban R, Bodenbun Y, Gilkinson C, et al (1995) Testosterone administration to elderly men increases skeletal muscle strength and protein synthesis. *American Journal of Physiology* 269, E820-826.
- Ureczky D, Váczi G, Costa A, Kopper B, Lacza Z, Hortobágyi T, Tihanyi J (2014) The effects of short-term exercise training on peak-torque are time- and fiber-type dependent. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 28, 2204–2213.
- Váczi M, Tihanyi J, Hortobágyi T, Rácz L, Csenge Zs, Costa A, Pucsok J (2011) Mechanical, biochemical, and EMG responses to short-term eccentric-concentric knee extensor training in humans. *J Strength Cond Res*, 25, 922-932.
- Váczi M, Tollár J, Meszler B, Juhász I, Karsai I (2013) Short-term high intensity plyometric training improves strength, power, and agility in male soccer players. *Journal of Human Kinetics*, 36, 17-26.
- Váczi M, Tihanyi J, Rácz L, Pucsok J (2003) Egyhetes nyújtásos-rövidülési edzés hatása az izom mechanikai és biokémiai mutatóira. IV. Országos Sporttudományi Kongresszus, Szombathely.
- Váczi M (2014) Az időskori szarkopénia mechanizmusa és kezelési stratégiái. *Népegészségügy* 92, 34-43.
- Warren GL, Lowe DA, Armstrong RB (1999) Measurement tools used in the study of eccentric contraction-induced injury. *Sports Medicine*, 27, 43-59.
- Widrick JJ, Trappe SW, Blaser CA, Costill DL, Fitts RH (1996) Isometric force and maximal shortening velocity of single muscle fibers from elite master runners. *American Journal of Physiology*, 271, C666–C675.

7. AZ IZOMERŐ LABORATÓRIUMI MÉRÉSE

7.1. Mérés dinamométerrel

A számítógép vezérlésű izokinetikus dinamométerek már a fent említett eszközöknél jóval nagyobb méretű, nem hordozható berendezések. Az emberi izomerő mérésének csúcstechnológiáját jelentik. Maguk az eszközök a fitnesztermekből ismert erőfejlesztő gépekre hasonlítanak. A karokat, melyekre erőt kell kifejteni, szervomotorok mozgatják különböző irányba és különböző sebességgel. Így előre beprogramozott izomműködési módok szimulálhatók az eszközzel, általában egy izomcsoportra alkalmazva. Mivel az izmok valójában a csontokra fejtenek ki erőt, és a csontok által alkotott testszegmensek közötti ízületekben forgatónyomaték keletkezik, a dinamométerek a kifejtett erő kifejtés mértékét forgatónyomatékban adják meg. A legelterjedtebb eszközök közé tartoznak a Cybex, a Biodex és a Kin-Com. Magyarországon a Multicont típusú dinamométert gyártják (7.1. ábra).



7.1. ábra. Multicont II. típusú, számítógép vezérlésű dinamométer a térd extensor izmainak vizsgálatára.

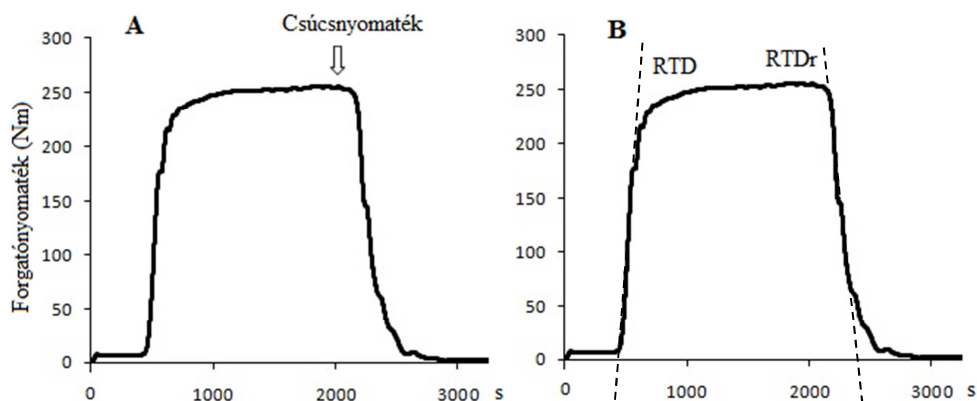
Ha azt szeretnénk vizsgálni, hogy az izomműködési (kontrakció) típusok hogyan hatnak az erő kifejtésre, akkor statikus (izometriás), legyőző (koncentrikus) és fékező (excentrikus) kontrakciókat kell szimulálnunk. Izometriás kontrakciónál az izom eredése és tapadása közötti távolság nem változik, az ízület szegmensei nem mozdulnak el. Ennél a kontrakció típusnál mért erőparamétert maximális akaratlagos izometriás forgatónyomatéknak nevezzük, és a tudományos kutatásokban a leggyakrabban alkalmazott eljárás. Míg azonban a természetes mozgások nagy része más kontrakciótípusokat is tartalmaz, ezért az izometriás forgatónyomaték mérése nem mindig informatív. Ha például egy teljes erejű felugrást végzünk, akkor az ízületeket alkotó testszegmensek elmozdulnak, az ízületek kinyúlnak, és az

azokat mozgató izmok pedig rövidülnek (eredés és tapadás távolsága csökken). Leérkezéskor pedig ugyanez ellenkező irányba történik, az ízületek hajlanak, miközben az izmok nyúlnak és fékező munkát végeznek, lecsillapítva a test talajhoz ütközését. Míg az előzőt koncentrikusnak, az utóbbit excentrikus kontrakciónak nevezzük, és mindkét erő kifejtési mód szimulálható a dinamométeren. Ha mindhárom kontrakcióban kifejtett forgatónyomatékokat vizsgáljuk, azt tapasztaljuk, hogy általában az excentrikus (fékező) módozatban a legnagyobb az erő kifejtő képesség. Az is kérdéses lehet, hogy egy leérkezésből mekkora erővel képes ismét felugrani egy pl. egy sportoló (lásd: mélybeugrás). Tehát az excentrikus kontrakciót egy koncentrikus kontrakció követi nagyon gyorsan, melyet nyújtásos-rövidülési kontrakciónak (ciklusnak) nevezünk, és ez szintén szimulálható egy izomcsoportra a dinamométeren.

Az egyes kontrakciótípusok vizsgálata mellett az izom erő kifejtő képessége sebesség-specifikusan is vizsgálható a számítógép vezérlésű dinamométerekkel. Lehetőségünk van ugyanis úgy beprogramozni az eszközt, hogy az kisebb, vagy nagyobb sebességgel mozgassa a karokat. Mindez állandó sebesség mellett, tehát gyorsulás nélkül is lehetséges (innen az „izokinetikus” kifejezés). Ennek segítségével meghatározható, hogy az izom milyen erő kifejtésre képes alacsony és nagy sebességű mozgásoknál, mely informatív lehet pl. lassú és gyors izomrostok működésének vizsgálatában. És mivel egyes sportmozgásokat nagy sebességgel hajtanak végre a sportolók, ezért az ő esetükben inkább a nagy sebességű (legalább $180^\circ/\text{s}$ szögsebességű) kontrakciókat érdemes vizsgálni.

A dinamométeren végzett kontrakciók során a szoftver azonnal rendelkezésünkre bocsájt néhány paramétert, mint például a forgatónyomaték maximum és átlagértékét, vagy a kontrakció alatti munkavégzést. A dinamometria igazi előnye azonban az, hogy akár ezer adatot is képes rögzíteni másodpercenként, tehát hasonlóan az erőplatókhoz, magas mintavételi frekvenciával rendelkezik. Így például egy izometriás erő kifejtés során a kapott adatsorból egy idő-forgatónyomaték görbét vagyunk képesek megszerkeszteni (7.2. ábra), amely azt mutatja, hogy melyik időpontban mekkora volt az aktuális nyomatékkifejtés. Egy ilyen görbe segítségével meghatározható a nyomaték kifejlődésének meredeksége („rate of torque development”, RTD), illetve a relaxáció meredeksége (7.2.B. ábra). Míg az előbbi az izom explozív, tehát robbanékony erő kifejtő képességét tükrözi, a másik az izom ellazulási képességét mutatja. Az RTD értékét a forgatónyomaték változásának (ΔM) és az eltelt időnek (Δt) a hányadosával kapjuk meg, és azt jelenti, hogy egységnyi idő alatt mekkora forgatónyomatékokat vagyunk képesek kifejteni (Tihanyi, 1998). Az RTD-t számos kutató

vizsgálja különböző edzésprogramok akut és krónikus hatásának megismerésére (Malisoux és mtsai, 2006, Váczi és mtsai, 2013).



7.2. ábra. Térdextensio közben regisztrált forgatónyomaték-idő görbe maximális akaratlagos izometriás erő kifejtés alatt Multicont II típusú dinamométeren (1000 Hz mintavételi frekvencia). A vizsgált személy a lehető legnagyobb sebességgel fejtette ki a forgatónyomatékot és a maximum elérése után a lehető legrövidebb időn belül ellazította a quadriceps izmot. A görbéről meghatározható a forgatónyomaték csúcsa (A), illetve a forgatónyomaték kifejtésének (RTD) és relaxációjának (RTDr) meredeksége (B).

A dinamometriai adatsorokból forgatónyomaték-szöghelyzet grafikont is szerkeszthetünk, mely segítségével meghatározható, hogy milyen szöghelyzetben képes a vizsgált izom a legnagyobb forgatónyomatékot képezni (optimális szöghelyzet meghatározása).

A dinamometriai mérések fontos diagnosztikai eljárások. A pontos adatszolgáltatás fontos olyan esetekben, amikor sérülési rizikófaktorokat kell feltárunk. Ilyen rizikófaktorok például két végtag ereje közötti jelentős különbség (aszimmetria), vagy agonista-antagonista (pl. térd flexor és extensor) izmok erejének aránytalansága. Továbbá műtétek utáni rehabilitáció mellett pontosan nyomon követhető a sérült végtag funkciójának felzárkóztatása, mely segíthet eldönteni, hogy a sportoló mikor térjen vissza a versenyzéshez. A dinamometriával végzett diagnosztika olyan esetekben is hasznos, amikor nagyon alacsony fittségi állapotú, például izomdisztrofiás, vagy idősödő személyek izomműködését vizsgáljuk.

7.2. Mérés kontaktszőnyeggel és erőplatóval

A kontaktszőnyegek olyan talajra helyezhető lapos eszközök, amelyek érzékelik, ha erőt fejtünk ki rá. A kontaktszőnyegen állva a vizsgált személy súlya nyomást gyakorol az eszközre, és az eszközbe beépített érintkezők így zárják az áramkört. Felugrásteszt során, ahogyan a lábak elhagyják az eszközt, az érintkező szétválnak, elindítva egy digitális

stopperórát. A leérkezéskor ismét záródik az áramkör és az óra megáll. Az eszköz tehát egyetlen változót képes mérni, a levegőben tartózkodás idejét. Márpedig ha ismert ez a változó, akkor a szabadesés törvényeit felhasználva könnyen kiszámolhatjuk a súlypont emelkedésének útját az $s = t^2 \cdot g/2$ képlettel, ahol „s” a súlypont által megtett út méterben kifejezve, „t” az emelkedés ideje másodpercben kifejezve, és „g” a gravitációs gyorsulás értéke ($9,81\text{m/s}^2$). Mivel a kontaktszőnyeg a teljes levegőben tartózkodás idejét méri, ezért a t érték a levegőben tartózkodás idejének éppen a fele lesz, mivel az emelkedés és esés ideje megegyezik. A gyártóktól beszerezett kontaktszőnyegek (7.3. ábra) (pl. Chronojump) szoftverjei ezeket automatikusan kiszámolják, ráadásul a testtömeg megadásával még a mechanikai teljesítményt is megkapjuk. A levegőben tartózkodás idejéből számolt súlypont emelkedés útja az egyik leggyakrabban felhasznált változó a felugrásokkal kapcsolatos tudományos kutatásokban (Malisoux és mtsai 2006, Sáez Sáez de Villareal, 2010). A kontaktszőnyegek olyan funkcióban is működnek, hogy nem a levegőben tartózkodás idejét, hanem a talajkontakt idejét mérik. Ennek az értéknek akkor van jelentősége, ha pl. mélybeugrást végeztetünk, vagy akár nekifutásból egy lábbal elugrást. A talajkontakt idő összefügg az ugrások magasságával, távolságával, tehát fontos paraméter.



7.3. ábra. Kontakt platform/szőnyeg a súlypontemelkedés mértékének meghatározására.

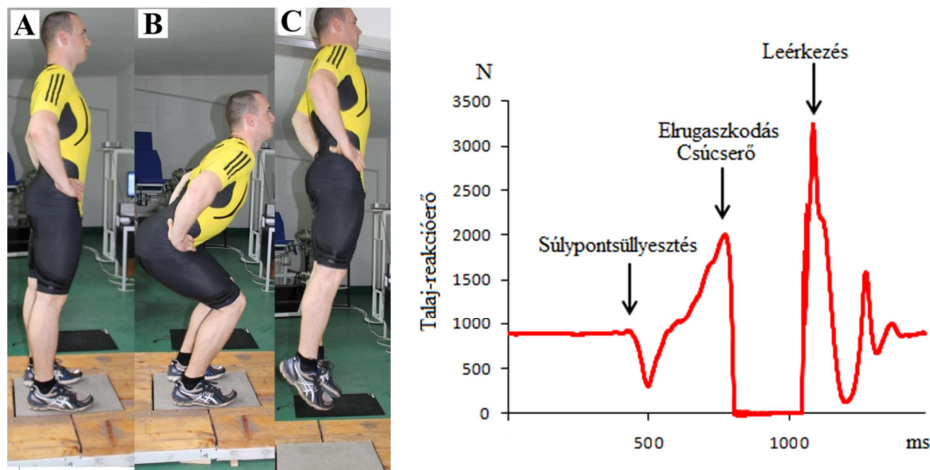
Az ugróteszteknel használatos kontaktszőnyegek előnye a hagyományos érintős ugrótesztekhez képest az, hogy a vizsgált személynek csak az ugrásra kell koncentrálnia, nem pedig a megérintendő eszközre, tehát megbízhatóbb. Ha a kezeket a csípőre helyezzük, akkor pedig a karlendítés hatását is kiküszöbölhetjük (7.4. ábra). Az eszköz maga mobilis, olcsón beszerezhető, vagy építhető, és gyorsan lehet vele méréseket végezni. Hátránya az, hogy a leérkezés technikája befolyásolhatja a repülési időt, pl. túlságosan hajlított végtagokkal való leérkezés késlelteti az eszközzel való kontaktot, növelve a repülési időt. Továbbá aszimmetrikus ugrások esetén ha a lábak nem azonos időben hagyják el mérőeszközt, vagy nem egyszerre érintik a talajt a leérkezéskor, hibás adatot kapunk.

Az erőplató (7.4. ábra) olyan talajra helyezhető eszköz, mely a talajra kifejtett erőt méri. Hasonló elven működik, mint a digitális mérleg, vagyis minél nagyobb erőt fejtünk ki

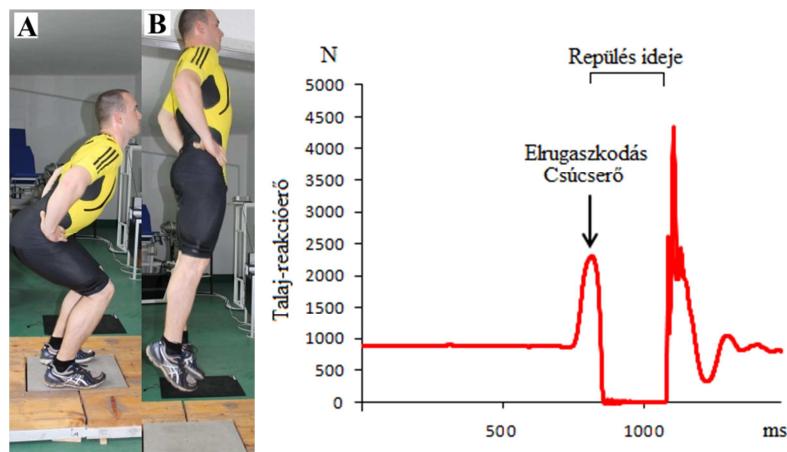
rá, annál nagyobb értéket mutat. Ezt az értéket talaj-reakcióerőnek nevezzük és Newtonban jelzi ki az eszköz. Bár valójában a talaj-reakcióerő nem is a vizsgált személy platóra kifejtett ereje, hanem annak ellentétes irányú ellenereje, de Newton III. törvényéből adódóan ezek azonos nagyságú erők.

Az alsó végtagok erejének meghatározására általában felugrásteszteket végeznek a kutatók. A leggyakrabban alkalmazott felugrásteszt az előzetes súlypontosüllyesztésből végrehajtott, úgynevezett CMJ típusú ugrás (rövidítés az angol elnevezésből: countermovement jump), mely a reaktív erő mérésére szolgál (7.4. ábra). A lendületszerzés nélkül, guggolásból végzett, úgynevezett SJ típusú ugrást (squat jump) az explozív/robbanékonyerő mérésére végezzük (7.5. ábra). Végül a mélybeugrásokat, vagy DJ típusú ugrásokat (drop jump) szintén reaktív erő mérésére alkalmazzuk, itt viszont a leugrás magasságával a terhelést variálhatjuk (7.6. ábra).

Az erőplatóval végzett felugrás-vizsgálatoknál minden olyan tényező kizárható, melyet a pályateszteknél és a kontaktszőnyeges méréseknél felsoroltunk, és amelyek megbízhatatlanná teszik a mérést. Az erőplatóról végzett felugrásoknál ugyanis az elrugaszkodás erejét vesszük elsősorban figyelembe, és ez az érték megbízhatóan kifejezi a vizsgált személy reaktív vagy explozív erejét, attól függően, hogy melyik felugrás típust hajtja végre. Mint minden más módszernél, itt is arra kérjük a vizsgált személyt, hogy a lehető legmagasabbra próbáljon felugrani, mely során nyilván a lehető legnagyobb erőt fogja a platóra kifejteni. A talajtól való elszakadás után pedig már nem fontos, hogy milyen módon érkezik vissza, hiszen az elrugaszkodáskor mért csúcserő (7.4. ábra) számunkra elég információ. Az erőplató nemcsak abban szolgáltat több információt, hogy a talajra kifejtett erőt méri, hanem abban is, hogy nagy mintavételi frekvencia mellett képes ezt az idő függvényében kifejezni. Ez azt jelenti, hogy az eszköz képes másodpercenként akár 1000 (1kHz) adatot is rögzíteni a mozdulat során az adott pillanatban kifejtett talaj-reakcióerőről. Ilyen magas mintavételi frekvencia mellett talaj-reakcióerő görbét tudunk rajzolni az idő függvényében (7.4. ábra). Így akár az is meghatározható, hogy a vizsgált személy milyen gyorsan képes erőt kifejteni a talajra. Ez egy fontos paraméter, ugyanis minél nagyobb a talajra kifejtett erő és annak kifejtési sebessége, annál nagyobb lesz a súlypont emelkedése. Ha csupán a súlypont emelkedésének útját szeretnénk meghatározni, ugyanazzal az eljárással tudjuk ezt megtenni, amellyel a kontaktszőnyeges leírásakor találkoztunk: a levegőben tartózkodás idejéből számoljuk ki. A 7.5. ábrán ennek meghatározását látjuk SJ típusú felugrás teszt alatt.

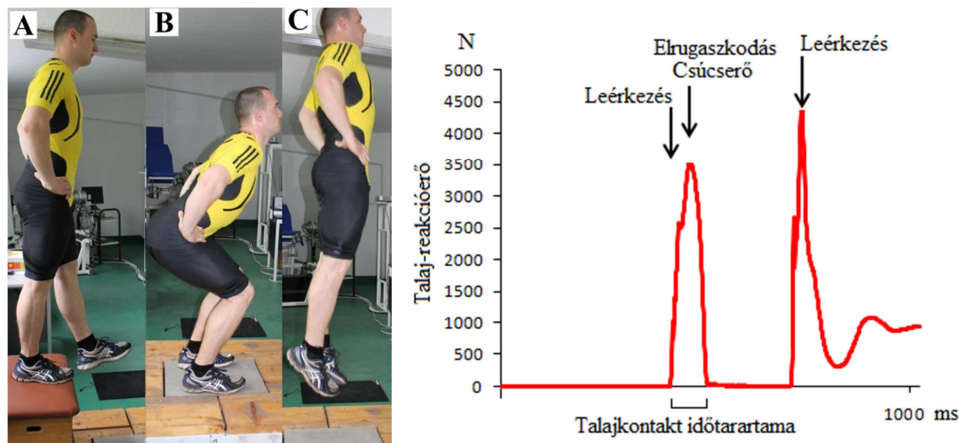


7.4. ábra. Tenzi típusú erőplatóról végzett *CMJ típusú felugrás* kiinduló helyzete (A), súlypontsüllyesztés (B) és felugrás (C) (bal oldali ábra). A felugráshoz tartozó talaj-reakcióerő-idő görbe 540 Hz mintavételi frekvencia mellett (jobb oldali ábra).



7.5. ábra. Tenzi típusú erőplatóról végzett *SJ típusú felugrás* kiinduló helyzete (A) és felugrás (B) (bal oldali ábra). A felugráshoz tartozó talaj-reakcióerő-idő görbéből 540 Hz mintavételi frekvencia mellett (jobb oldali ábra) meghatározható a levegőben tartózkodás ideje, melyből a súlypontemelkedés útja számolható ki.

A mélybeugrásoknál, és minden más olyan ugrásnál (pl. nekifutásból el- és felugrás), ahol a kiinduló helyzet nem az erőplatón van, hanem a vizsgált személy a levegőből érkezik rá, olyan fontos paramétert tudunk meghatározni, mint a talajkontakt idejét (7.6. ábra). Rövidebb talajkontakt-idő gyorsabb erő kifejtésre enged következtetni.



7.6. ábra. Tenzi típusú erőplatóról végzett mélybeugrás-felugrás teszt (DJ típusú ugrás) kiinduló helyzete (A), leérkezés (B) és felugrás (C) (bal oldali ábra). A felugráshoz tartozó talaj-reakcióerő-idő görbe 540 Hz mintavételi frekvencia mellett (jobb oldali ábra) lehetőséget ad a talajkontakt időtartamának meghatározására.

Azoknál a tesztekénél, ahol erőplatót alkalmazunk, az erő és idő paramétereken kívül goniométerrel mérhetjük az ízületekben bekövetkező szögváltozásokat. A goniométer gyakran szinkronizálható az erőplatóval, így az erő kifejtés közben nemcsak az időt vagyunk képesek figyelembe venni, hanem azt is, hogy mekkora szögelfordulások és szöggyorsulások következnek be a különböző ugrások során.

Az erőplatóval végzett méréseknél fontos, hogy a vizsgált személy talajra kifejtett erejét a testtömegéhez normalizáljuk. Egy alacsony tömegű emberrel szemben egy nagyobb tömegű ember ugyanis tömegéből adódóan nagyobb erőt fejthet ki a platóra, de mégis azt tapasztalhatjuk, hogy a súlypont emelkedése kisebb.

ÖSSZEFOGLALÁS

- A dinamométer az izom erejének mérésére szolgáló eszköz. Előnye az, hogy az erő kifejtést az idő függvényében méri.
- A nyomaték kifejlődési meredekség (RTD) a robbanékonyerő mutatója. Az egységnyi idő alatt bekövetkező nyomatéknövekedést értjük alatta.
- A CMJ (countermovement jump) típusú felugrásteszt során a felugrást előzetes súlypontosüllyesztéssel hajtják végre. A CMJ ugrás eredménye a reaktív erő mutatója.
- Az SJ (squat jump) típusú felugrásteszténél a felugrást guggolásból kell végrehajtani, súlypontosüllyesztés nélkül. Az SJ ugrás eredménye a robbanékonyerő mutatója.
- A DJ (drop jump, depth jump) típusú felugrásteszténél emelvényről való leugrást/lelépést követően, a talajra érkezéskor azonnali felugrást végzünk. A DJ ugrás eredménye a reaktív erő mutatója.

Irodalomjegyzék

- Malisoux L, Francaux M, Nielens H, Theisen D (2006) Stretch-shortening cycle exercises: an effective training paradigm to enhance power output of human single muscle fibers. *Journal of Applied Physiology*, 100, 771-779.
- Sáez Sáez de Villarreal E, Requena B, Arampatzi F, Salonikidis K (2010) Effects of plyometric training on chair-rise, jumping and sprinting performance in three age groups of women. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 50,166-173.
- Tihanyi J (1998) Az edzésadaptáció élettani és biomechanikai alapelvei a gyors- és robbanékonnyerő fejlesztésében. In: Ángyán L (szerk.): *Sporttudományos füzetek II/1*, 32-75. Motio, Pécs.
- Vaczi M, Tekus E, Kaj M, Koszegi T, Ambrus M, Tollár J, Atlasz T, Szabadfi K, Karsai I (2013) Changes in metabolic and muscle damage indicators following a single bout of jump training on stair versus at level. *Acta Physiologica Hungarica* 7, 1-12.